

# **ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN  
G. MELCHERS · F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE**

**85. BAND 1. HEFT**

MIT 65 TEXTABBILDUNGEN UND 1 TAFEL

(ABGESCHLOSSEN AM 2. APRIL 1953)



BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG  
**SPRINGER-VERLAG**

1953

Preis DM 36.60

CAL

301

Ver-  
erbungslehre



# Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band 1—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Fräulein Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland,

Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, Max Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Spemannstraße 34,

Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,

Professor Dr. Klaus Patau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei den Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostensatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,

zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers

H. Stubbe

Berlin W 35

Reichpietschufer 20

Fernsprecher: 249251

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1



Dept. de Biologia Geral — Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras — Universidade de São Paulo, Brazil and Cátedra de Biología, Instituto de Biología, Escuela de Medicina — Universidad de Chile, Santiago.

## CHROMOSOMAL VARIATION IN NATURAL POPULATIONS OF *DROSOPHILA GUARAMUNU*.

By

DANKO BENCIC J.\*

With 7 figures in the text and 1 plate.

(Eingegangen am 16. Oktober 1952.)

### Introduction.

Most natural populations of *Drosophila* exhibit a chromosomal polymorphism. The chromosomes in natural populations are variable mainly owing to inversions. Because of the elimination of the chromatids produced by crossing-over within the inverted section of the chromosome, the heterozygous inversions keep adaptive gene combinations sheltered from breakdown by recombination. The inversions are therefore adaptive in function of the adaptive value of the genic combination they protect (DOBZHANSKY 1947, 1949; DOBZHANSKY, BURLA and DA CUNHA 1950; DA CUNHA, BURLA and DOBZHANSKY 1950).

The adaptive value of inversions has been demonstrated by the analysis of natural populations, as well as by experiments with artificial populations (DOBZHANSKY 1943; DOBZHANSKY and EPLING 1944; DUBININ and TINIAKOV 1945, 1946a, 1946b; CARSON and STALKER 1947, 1949; SPIESS 1950).

Very important for the understanding of the evolution of natural populations of *Drosophila* are comparative studies of the degree of chromosomal polymorphism in different populations of the same species and also a comparison of the variability in related species.

The present article reports an analysis of the chromosomal morphology of *Drosophila guaramunu* (DOBZHANSKY and PAVAN 1943) as seen in the salivary gland chromosomes. The quantitative data on the frequencies of inversions will be given in another paper dealing with comparative studies of chromosomal polymorphism in several tropical species of *Drosophila*, to be published later.

### Material and Methods.

*D. guaramunu* belongs to the *guarani* group (KING 1947) of the subgenus *Drosophila*. The *guarani* group contains the following species: 1. the *guarani* sub-group constituted by *D. guarani* (DOBZHANSKY and PAVAN 1943), *D. guaru* (DOBZHANSKY and PAVAN 1943) and *D. subbadia* (PATTERSON 1943); 2. the *guaramunu* sub-group includes *D. guaramunu* (DOBZHANSKY and PAVAN 1943), *D. griseolineata* (DUDA 1945) and *D. guaraja* (KING 1947). Among the species of the last sub-group, *D. guaramunu* and *D. griseolineata* are very frequent, while *D. guaraja* is very rare. *D. guaramunu* is frequent mainly in Central and Southern Brazil, from the State of Goiaz to Rio Grande do Sul.

\* Research Fellow of the University of São Paulo, Brazil, in 1951.



*D. guaramunu* breeds with some difficulty at room temperatures (over 20° C), but at 16—20° it is possible to keep the cultures reasonably well during several generations. Relatively good preparations may be obtained using larvae developed at low temperatures (about 17°) with an excess of yeast. All the preparations have been made using the regular acetoorcein smear technique.

The gene arrangement of a strain obtained from a single fertilized female caught at Chapada, Rio Grande do Sul, was taken as the "Standard" and was used to draw the cytological maps. In order to determine the inter-populational variations in the gene arrangement, the standard strain was crossed to strains from the following localities: Vila Atlantica, Pirassununga, Bragança, Cantareira, Mogi das Cruzes (all in the State of São Paulo, Brazil), Chapada, Feliz, Ponta Grossa, Itapoan, and Emboaba (State of Rio Grande do Sul, Brazil). Several salivary glands of hybrid larvae were examined in each cross. Additional cytological studies were made on larvae derived from fertilized females captured in the above mentioned localities.

#### Mitotic chromosomes.

The metaphase plate of *D. guaramunu*, as shown by DOBZHANSKY and PAVAN (1943) and by KING (1947), contains 5 pairs of rods and a pair of dots (plate 1). One of the pairs of rods is longer than the other four, and in some slides it appeared heteromorphic. It represents the X-chromosome. The other four pairs of rods are of nearly equal length. All the rod-shaped chromosomes, and especially the X-chromosome, have characteristic constrictions, as shown in plate 1.

#### Salivary gland chromosomes.

The salivary gland chromosomes of *D. guaramunu* show five euchromatic strands and one euchromatic dot, as expected from the conditions observed in the metaphase plates. Three of these strands, the II, III and IV chromosomes, are easily broken away from the chromocenter by pressure applied on the cover slip. The chromosomes V and the X-chromosomes, especially the latter, are always found attached to the chromocenter. To calculate the relative lengths of the euchromatic strands, at least 20 autosomes were drawn with a camera lucida and measured with the aid of a "K" and "E" Co. Map Measure. Unfortunately, this method could not be applied to the X-chromosome. This chromosome presents many weak points and nonspecific attractions and only very seldom is it found distended or complete. The length of the X-chromosome was calculated by adding the relative lengths of the separately measured segments. The relative euchromatic lengths of the chromosomes are as follows:

I (X) chromosome	20.8%
II	18.6%
III	19.6%
IV	20.2%
V	20.1%
VI	0.7%

Total	100.0%
-------	--------

The composite salivary gland chromosome maps which are shown on plate 1, correspond only to the gene arrangement found in the standard strain. They were obtained by combining the camera lucida drawings of the chromosomes from several cells. The number of the bands and their thickness are only approximate. For reference purposes, the chromosomes were divided into 100 arbitrary sections. The correspondence between the salivary gland elements and the mitotic chromosomes could not be determined except for the X-chromosome and the dot.



*X-chromosome.*

The X-chromosome is most difficult to analyze. In females it is generally found entangled and, if pressed, it easily breaks into several parts. In males, where it is thinner and paler it is possible to find it extended and complete. The basal region presents a large bulb (section 2 of the standard map) which permits its distinction from the other euchromatic strands without difficulty. Other minor swellings are found throughout the entire chromosome. Frequently the distal end is found attached to the chromocenter, suggesting the existence of a terminal heterochromatic portion.

*Second chromosome.*

This chromosome, the shortest, is easily identified. Very characteristic are the segments including sections 25, 26, 31 to 33, and the distal end. A weak point at which the chromosome frequently breaks lies at the limit between sections 24 and 25. The basal end is not well suited for morphological studies.

*Third chromosome.*

This chromosome is easily distinguishable, because both ends are very characteristic. Towards the distal end there exists a slight bulb (section 57) which varies somewhat in size in different cells.

*Fourth chromosome.*

This chromosome is also readily identified. Sections 63, 64, and the swelling of section 69 are very distinctive. The distal end is rather difficult to study, especially the sections 76 to 78.

*Fifth chromosome.*

The analysis of this chromosome is not easy owing to the presence of swellings that vary in different cells, and to the variations in the appearance of the bands. The proximal end is generally found associated with the chromocenter, and, when it is broken off, it carries with itself some heterochromatin. The distal end is very characteristic, but the part just proximal to it is almost always entangled in the preparations.

*Sixth chromosome.*

The dot-shaped chromosome is frequently found associated with the chromocenter, although it sometimes can be found isolated.

**Variations of the gene arrangements.**

Inversions have been found in the II, III, IV and V chromosomes, but not in the X chromosome or the dot. All these inversions have been studied in the offspring of flies caught in nature or in crosses with the standard strain.

*Gene arrangement in the Second Chromosome.*

Only one other gene arrangement has been found differing from the standard sequence by one inversions: *Inversion "A"* (fig. 1) includes sections 26, 27 and 28 of the standard map. It is present in almost 50% of the individuals in all the populations studied.

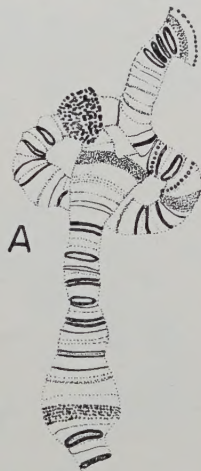


Fig. 1. Heterozygous inversions "A" in the second-chromosome of *D. guaramunu*.



### *Arrangements in the Third Chromosome.*

Two gene arrangements, beside the standard one were observed in this chromosome. Each of these differs from "Standard" by a single inversion. *Inversion "A"* (fig. 2) extends from the distal end of the 43th section to the 50th. *Inversion "B"* (fig. 2) includes sections 44 to 51 and overlaps "A". These two inversions are found in nature separately as well as associated. In the hybrids between "Standard" and all other strains, they were always found separate. From the above data, on the basis of the theory of the overlapping inversions (DOBZHANSKY

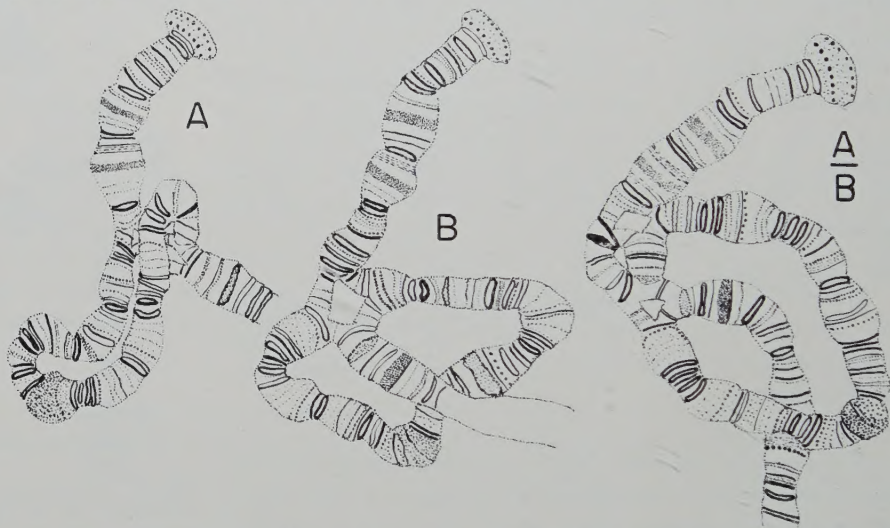


Fig. 2. Heterozygous inversions found in the third-chromosome of *D. guaramunu*. The large capital letters designate the inversions described in the text.

and STURTEVANT 1938) the following phylogenetic relationship can be deduced:

$$"A" \leftrightarrow \text{Standard} \leftrightarrow "B".$$

Both inversions are widespread in natural populations.

### *Arrangements in the Fourth Chromosome.*

This chromosome proved to be the most variable one. Thirteen different arrangements besides the "Standard" one were observed in the hybrids of "Standard" with the other strains. Owing to the possibility of crossing-over between independent inversions, a greater number of gene arrangements than here reported may exist in nature. *Inversion "A"* (fig. 3) includes the sections 60, 61 and 62. This inversion is sub-terminal. In good preparations, it can be proved that the terminal bands are not involved in the inversion. In crosses, this inversion has been found single, or associated with the independent inversions "E" and "H", or with a complex gene arrangement "I + J + K + L". These combinations can be interpreted as resulting from crossing-over between the distal limit of "A" and the proximal end of "E" or of "I + J + K + L". *Inversion "B"* (fig. 3) is a relatively small inversion which includes sections 61, 62 and the proximal part of 63. It overlaps "A" with which it has never been found associated. The phylogenetic relationships of "Standard", "A" and "B" are the following:

$$A \leftrightarrow \text{Standard} \leftrightarrow B.$$



The inversion "B", in crosses between "Standard" and other strains, has been found alone or combined with the independent inversion "G". This arrangement "B + G", can be interpreted as a result of crossing-over between them.

Inversion "C" (fig. 3), a large inversion, has been detected only once among the offspring of one female collected in Pirassununga, São Paulo. Crosses of this strain with "Standard" have shown that the inversion "C" is invariably

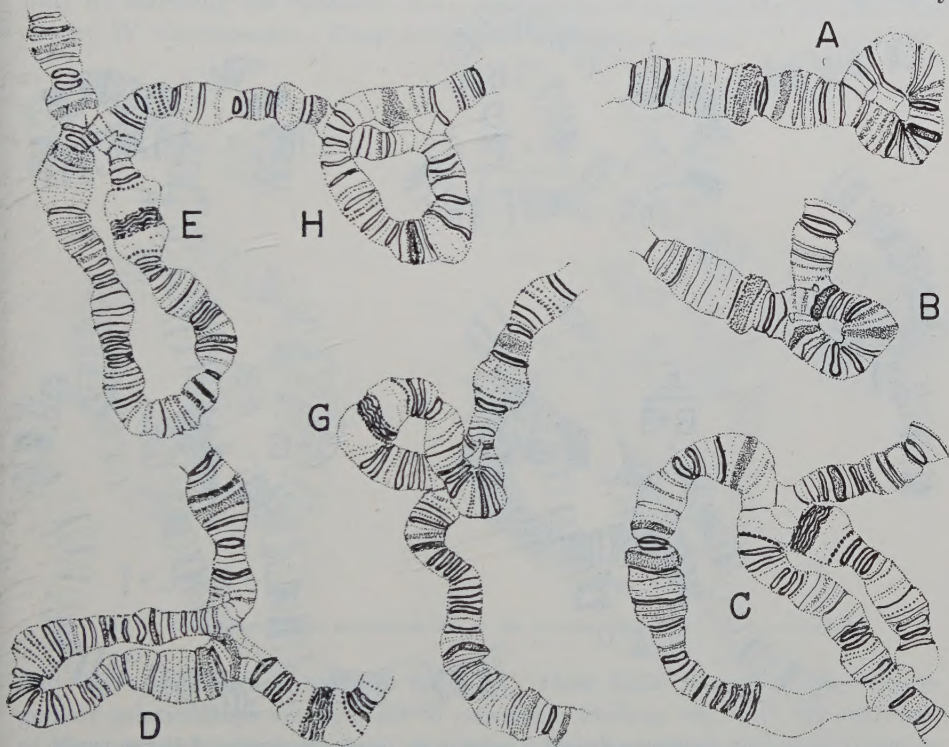


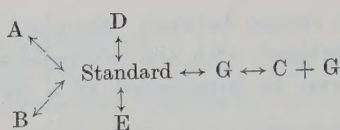
Fig. 3. Heterozygous inversions found in the fourth-chromosome of *D. guaramunu*.

found associated in the same chromosome with the inversion "G" (fig. 4). The two inversions are overlapping. Inversion "C" includes sections 62, 63, 64, 65, 66, the proximal part of 67, the proximal part of 71, 70 and the distal part of 69. By its position it must overlap some part of inversion "B". Its connections with "A" are not clear.

Inversion "D" (fig. 3) extends from section 63 to the proximal part of 68. In crosses, it has been always found single. As shown in fig. 4, it overlaps inversion "E".

Inversion "E" (fig. 3) includes sections from 63 to 73. Together with the "H" inversion, with which it is almost always associated in the same chromosome, it constitutes the most frequent gene arrangement except for the "Standard". Inversion "E" overlaps a large section of "D" but does not reach "B". The phylogenetic relationships of "E" with "Standard" and the inversions already analyzed, should correspond to the following diagram:





*Inversion "F"* (fig. 4). This small inversion includes a section from the distal part of 55, to the proximal part of 67. It has been found only once among the offspring of a fertilized female collected at Pirassununga, and in the hybrids

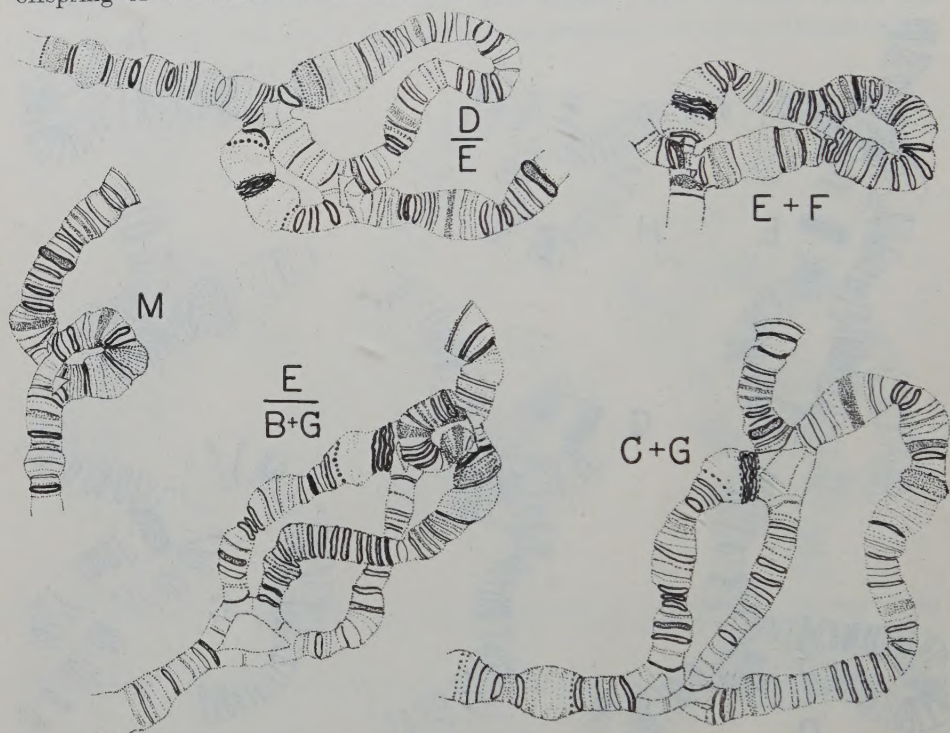


Fig. 4. Simple and overlapping inversions found in the fourth-chromosome of *D. guaramunu*.

of this strain with "Standard". On both occasions it was included in the large inversion "E", and associated, in the same chromosome, with the independent inversion "H". The phylogenetic relationships of "F" with "Standard", "E" and "H" will be discussed later.

*Inversion "G"* (fig. 3) extends from the distal part of the section 67 to the proximal part of 71. In crosses between "Standard" and other strains, it has been found single, or, on one occasion, associated with the "C" inversion (fig. 4). It overlaps small parts of "D" and "E". Its phylogenetic relationships with "Standard" and "C" have already been discussed.

*Inversion "H"* (fig. 3). This inversion, frequently met with in nature, includes sections 73, 74, 75 and the proximal part of 76. It has been found always associated with the independent inversion "E" in the same chromosome. Inversion "E" has been found isolated from "H" twice. From the above data, the phylogenetic relationships of "Standard", "E", "F" and "H" should be as follows:

$$\text{Standard} \leftrightarrow \text{E} \leftrightarrow \text{E} + \text{H} \leftrightarrow \text{E} + \text{F} + \text{H}$$



This relationship seems to be more probable than:

$$E \leftrightarrow \text{Standard} \leftrightarrow H$$

The  $E + H$  arrangement would be produced, in this last case, by crossing-over in the non-inverted region between both inversions.

*Inversions "I", "J", "K", "L"* (fig. 5). Among the offspring of some females collected in nature, and in the hybrids of these with "Standard", there appeared the complex arrangement shown in fig. 5. This arrangement can be interpreted only by assuming the existence of 4 overlapping inversions in the proximal half of the IV chromosome. These inversions have been named "I", "J", "K",

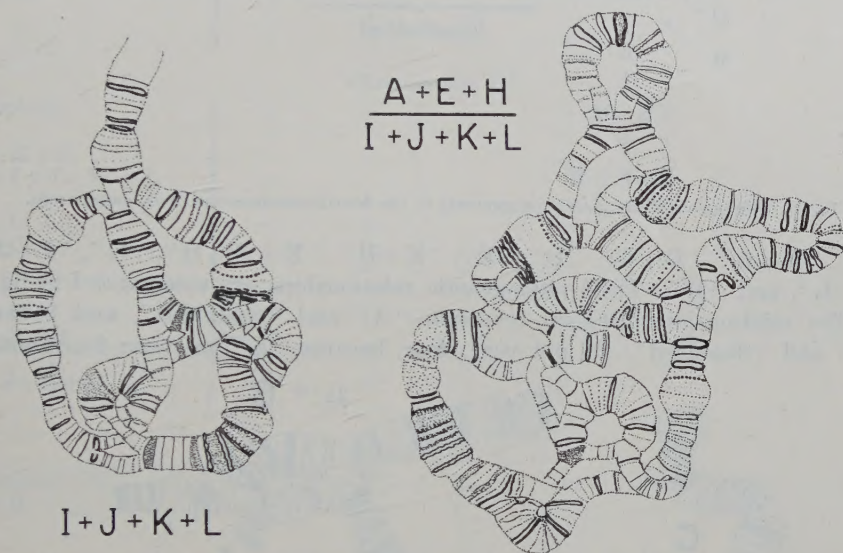


Fig. 5. Some complex configurations in the fourth-chromosome of *D. guaramunu*.

and "L"; they include sections 68 to 78. Their limits as well as their phylogenetic relationships are difficult to establish. Perhaps the more proximal one of them corresponds to the "G" inversion. This hypothesis remains to be confirmed by crosses with a strain homozygous for "G". To explain the phylogeny of the  $I + J + K + L$  complex, at least three intermediate arrangements are necessary, each being different from the predecessor by only one inversion:

$$\text{Standard} \leftrightarrow I \leftrightarrow \underbrace{I + J \leftrightarrow I + J + K}_{\text{hypothetical}} \leftrightarrow I + J + K + L$$

Theoretically, these hypothetical steps represent gene arrangements that either have lived in the past but became extinct, or are still living, but have not been discovered.

The " $I + J + K + L$ " complex overlaps, in its proximal limit, the inversion "E" and includes the inversion "H". Complex combinations, as shown in fig. 5, resulting from the combinations of a " $I + J + K + L$ " chromosome with a " $A + E + H$ " chromosome, have been observed in nature.

*Inversion "M"* (fig. 4) includes sections 63 and 64. It has been observed in one sample from Mogi das Cruzes. Although this inversion has not been seen in combination with "Standard", this gene arrangement has originated



directly from "Standard". Theoretically, it overlaps "B" and "E slightly", and must be completely included in "C", and probably in "D".

To sum up, in the IV chromosome the following 14 arrangements have been found in the IV chromosome: "Standard", "A", "A + E + H", "A + I + J + K + L",

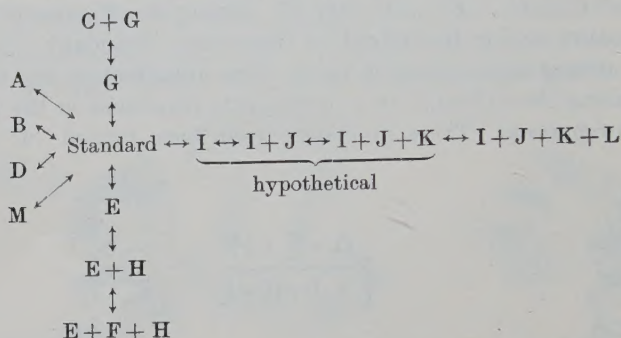


Fig. 6. Phylogeny of the gene arrangements in the fourth-chromosome of *D. guaramunu*.

"B", "B + G", "C + G", "D", "E", "E + H", "E + F + H", "G", "I + J + K + L", and "M". Their phylogenetic relationships are summarized in fig. 6.

The relationships between inversion "A" and "Standard", and between "B" and "Standard", are not very clear, because "A" has been found either

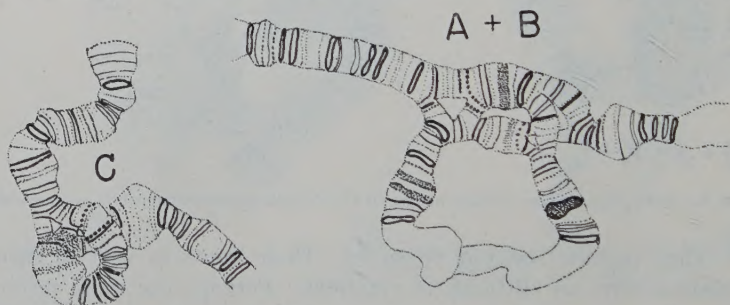


Fig. 7. Heterozygous inversions in the fifth-chromosome of *D. guaramunu*.

isolated, or associated in the same chromosome with "E + H" or with "I + J + K + L". In this condition it is very difficult to know exactly the place of "A" in the phylogeny. It may have been originated from "Standard" as well as from "E + H" or "I + J + K + L". The other combinations may have resulted from crossing-over. The same hypothesis can be made to interpret the "B" and "B + G" combinations.

#### Arrangements in the Fifth Chromosome.

In the fifth chromosome only 3 inversions have been found. They form 2 different sequences beside the "Standard" one. Since this chromosome presents many difficulties for its analysis, and since in many preparations it has been impossible to find it complete, there is the possibility that other sequences exist, but have not yet been detected.

*Inversions "A" and "B"* (fig. 7). Among the offspring of some flies collected in nature, as well as in the hybrids of "Standard" with other stains, there is



Table 1. *Geographical distribution of the gene arrangement.*

Gene arrangement	Locality						
	Piras- sumunga	Bra- gança	Mogi das Cruzes	Chapada	Ponta Grossa	Feliz	Itapoan
Chromosome II.							
Standard . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
A . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
Chromosome III.							
Standard . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
A . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
B . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
Chromosome IV.							
Standard . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
A . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
A+E+H . . . . .	+	+		+	+	+	+
A+I+J+K+L . . . . .	+						+
B . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
B+G . . . . .	+	+		+	+	+	
C+D . . . . .	+						
D . . . . .	+	+	+	+		+	
E . . . . .	+				+	+	
E+H . . . . .	+	+	+	+	+	+	
E+F+H . . . . .	+						+
G . . . . .	+	+	+	+	+		
I+J+K+L . . . . .	+	+	+	+			
M . . . . .			+				
Chromosome V.							
Standard . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
A+B . . . . .	+	+	+		+		
C . . . . .	+	+	+	+		+	

found the double inversion arrangement shown in fig. 7. The more proximal, inversion "A", begins at the limit of sections 81 and 82. It has not been possible to determine its distal limit. Inversion "B", the more distal one, extends as far as the middle of section 90, and broadly overlaps "A". The phylogenetic relationships between them and "Standard" are the following:

$$\text{Standard} \leftrightarrow A \leftrightarrow A + B \text{ or } \text{Standard} \leftrightarrow B \leftrightarrow A + B$$

*Inversion "C"* (fig. 7). It is found in the distal part of the fifth chromosome, and includes sections 94, 95 and 96. It has been seen alone or associated in the same chromosome with the "A and B" inversions making an "A+B+C" arrangement. The phylogenetic origin of "C" is uncertain, since, theoretically, it can have arisen from "Standard" as well as from "A+B".

Table 1 summarizes the data on the geographical distribution of the gene arrangements.

### Discussion.

*Drosophila guaramunu* exhibits a high degree of chromosomal polymorphism. In this paper 19 different inversions have been described in the four autosomes. As in other species of *Drosophila*, inversions are the only kind of chromosomal differences found.

In many species of *Drosophila*, as *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* (DOBZHANSKY and STURTEVANT 1938), and *D. nebulosa* (PAVAN 1946), the inversions have a tendency to concentrate in one chromosome. In other species as *D. willistoni* (DA CUNHA, BURLA and DOBZHANSKY 1950) and *D. robusta* (CARSON and STALKER 1947), inversions are frequent in all chromosomes. *D. guaramunu* is intermediate in this respect, 13 of the 19 inversions reported being localized in the fourth chromosome.

An analysis of the geographical distribution of the gene sequences shows that some inversions are very widespread throughout the whole territory of the species, while others are of local occurrence. The inversions in the second and third chromosomes and some in the fourth chromosome were found in all the populations studied. The inversions "C" and "F" appeared only at Pirassununga and "M" only at Mogi des Cruzes. As suggested by MAYR (1945) and CARSON and STALKER (1947), it is possible that these gene arrangements concentrated in only one populations, are arrangements of recent origin which did not have time to spread to the entire area of the distribution of the species. The crosses with the "Standard" gene arrangement have shown that "E + F + H" is the most recent step in the phylogenetic development of the gene sequences. Starting with "Standard", the intermediate steps are "E" and "E + H". The "C + G" arrangement has "G" as an intermediate. The data presented here do not exclude the possibility that these "rare" arrangements may be present elsewhere. Moreover, it is possible that such "arrangements" represent relic forms of *D. guaramunu*, which have been replaced by new and better adapted gene sequences.

This paper establishes the morphological basis of the work which is being done on the chromosomal polymorphism in *D. guaramunu* and in other tropical species.

### Summary.

Brazilian populations of *D. guaramunu* (DOBZHANSKY and PAVAN, 1943) exhibit a high degree of chromosomal polymorphism. At least 19 inversions are known.

These inversions have been found in the four long autosomes, while the X chromosome and the dot-shaped chromosomes do not show any variation in the gene sequences. Among the autosomes, the fourth chromosome seems to be the most variable one, 13 out of 19 inversions here reported being localized in it.

With the aid of crosses to a homozygous "Standard" strain, it has been possible to establish schematically the phylogenetic relationships between the different gene arrangements.

### Acknowledgment.

This work was partially supported by grants obtained from the *Rockefeller Foundation*. The author wishes to express his thanks firstly to Dr. A. BRITO DA CUNHA who chose and guided the present work; to Prof. A. DREYFUS, Prof. C. PAVAN, and Prof. H. L. CARSON for their interest throughout the work; to Prof. TH. DOBZHANSKY who kindly read and corrected the manuscript; to J. NACRUE and Miss CANDIDA DE PAULA SOUZA who helped in the writing and typing of the paper. He also wishes to thank his many colleagues who helped in the collection of the flies.



## Literature Cited.

CARSON, H. L., and H. D. STALKER: Gene arrangements in natural populations of *Drosophila robusta* STURTEVANT. *Evolution* **1**, 113 (1947). — Seasonal variation in gene arrangement frequencies over a three-year period in *Drosophila robusta* STURTEVANT. *Evolution* **3**, 322 (1949). — DA CUNHA, A. B., H. BURLA and TH. DOBZHANSKY: Adaptive chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni*. *Evolution* **4**, 212 (1950). — DOBZHANSKY, TH.: Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **28**, 162 (1943). — Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila*. *Evolution* **1**, 1 (1947). — Observations and experiments on natural selection in *Drosophila*. *Proc. 8. Internat. Congr. Genetics 1949*, S. 210—224. — DOBZHANSKY, TH., H. BURLA and A. B. DA CUNHA: A comparative study of chromosomal polymorphism in sibling species of the *willistoni* group of *Drosophila*. *Amer. Naturalist* **84**, 229 (1950). — DOBZHANSKY, TH., and C. EPLING: Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Garnegie Instr., Publ.* **554**, 1 (1944). — DOBZHANSKY, TH., and C. PAVAN: Studies on Brazilian species of *Drosophila*. *Boletim Fac. Fil. Ciências e Letras. Univ. São Paulo, Brazil* n. 36 — *Biologia Geral* n. 4. 1943. — DOBZHANSKY, TH., and A. H. STURTEVANT: Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **23**, 28 (1938). — DUBININ, N. P., and G. G. TINIAKOV: Seasonal cycles and the concentration of inversions in populations of *Drosophila funebris*. *Amer. Naturalist* **79**, 570 (1945). — Natural selection and chromosomal variability in populations of *Drosophila funebris*. *J. Hered.* **37**, 39 (1946a). — Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* **31**, 537 (1946b). — DUDA, O.: Die südamerikanischen drosophiliden Dipteren unter Berücksichtigung auch der anderen neotropischen sowie nearktischen Arten. *Arch. Naturgesch.* **91**, 1 (1925). — KING, J. C.: A comparative analysis of the chromosomes of the *guarani* group of *Drosophila*. *Evolution* **1**, 48 (1947). — MAYR, E.: Age of the distribution pattern of the gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura*. *Lloydia* **8**, 70 (1945). — PATTERSON, J. T.: The *Drosophilidae* of the Southwest. *Univ. Texas Publ.* No 4313 (1943). — PAVAN, C.: Chromosomal variation in *Drosophila nebulosa*. *Genetics* **31**, 546 (1946). — SPIESS, E.: Experimental populations of *Drosophila persimilis* from an altitudinal transect of the Sierra Nevada. *Evolution* **4**, 14 (1950).

Dr. DANKO BRNCIC J., Columbia University New York 27, New York,  
Department of Zoology.

Aus dem Lehrstuhl für Genetik der Universität Tucuman, Argentinien. Instituto Miguel Lillo.

ÜBER DAS NATÜRLICHE VORKOMMEN VON HYBRIDEN  
ZWISCHEN *SOLANUM SIMPLICIFOLIUM* UND *SOLANUM*  
*SUBTILIUS* IM ACONQUIJA-GEBIRGE\*.

Von

HEINZ BRÜCHER.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Oktober 1952.)

Bereits im Sommer 1949 stellte ich die ersten künstlichen Kreuzungen zwischen den 24chromosomigen *S. simplicifolium* BITT. und *S. subtilius* BITT. her. Die  $F_1$ -Hybriden zeigten normales Wachstum: im Jugendstadium dominierten im wesentlichen die Merkmale von *S. simplicifolium*, vor allem Behaarung, breite Lamina der Fiederblätter und längere Kelchzipfel, hingegen fand ich von *S. subtilius* vor allem das Merkmal der stärkeren Blattfiederung dominant. Die Bastardpflanzen gingen infolge mangelnder technischer Hilfsmittel in der „Quinta Agronomica de la Universidad Nacional de Tucuman“ leider zugrunde, ohne Knollen oder Samen gebildet zu haben.

Es fiel mir auf, daß diese Hybriden in ihrem Habitus wildwachsenden tuberaren *Solanum*-Pflanzen ähnlich waren, die ich am Rio Potrero (Prov. Catamarca) bereits in wechselnder Variabilität angetroffen hatte, und auf deren mögliche Bastardnatur wiederum der sehr mangelhafte Beerenansatz hingedeutet hatte. Die beiden Arten *S. simplicifolium* und *S. subtilius* zeichnen sich hingegen durch kräftige Fruchtbildung an ihren natürlichen Standorten aus.

Inzwischen bestand die Möglichkeit, durch ausgedehntere Beobachtungen, Kulturversuche und Messungen während dreier Jahre den Sachverhalt nachzuprüfen, wobei sich ergab, daß in dem geographisch und ökologisch eng umgrenzten Raum des Zusammenflusses von Rio del Campo, Rio Potrero und Rio las Chacras sich ein natürlicher Hybrid zwischen *S. simplicifolium* und *S. subtilius* in steter Ausbreitung befindet. Genau genommen handelt es sich um eine Hybridenpopulation von  $F_1$ - bis  $F_n$ -Biotypen, die sich bei mangelhafter sexueller Fortpflanzungsmöglichkeit im wesentlichen durch Knollenbildung am Leben erhalten und sogar ausbreiten.

Diese Erscheinung ist deswegen bemerkenswert, weil sich hier in einem natürlichen Milieu der gleiche Vorgang ereignet, der sich in großem Maßstab bei der Kulturkartoffel *S. tuberosum* abspielt, die ebenfalls in ihren hochgezüchteten Kulturrassen der sexuellen Vermehrung entbehrt.

Da Beispiele dafür, daß ein in Ausbreitung begriffener Hybrid zwischen 2 Wildspecies sich vorwiegend *vegetativ* vermehrt, selten sind, soll im folgenden der Fall näher beschrieben werden. Gleichzeitig mahnt das Vorkommen solcher Hybriden zur Vorsicht bei der Aufstellung neuer Species innerhalb der Gruppe *Tuberationum* und es ist offensichtlich, welche taxonomischen Verwirrungen etwa

\* OTTO RENNER zum 70. Geburtstag gewidmet.



zufällig gesammelte Herbarexemplare solcher Hybriden bei genetisch ungeübten Beobachtern und Sammlern verursachen können.

Die Cytogenetik vermag im vorliegenden Falle nicht viel zur Aufklärung beizutragen, da beide Elternarten nach meinen Feststellungen  $2n = 24$  Chromosomen besitzen und morphologische Differenzen ihrer Karyogramme nicht aufzufinden waren. Da man bei tuberaren *Solanum*-Arten hinsichtlich der Chromosomenzahl — die bekanntlich innerhalb der gleichen Species variieren kann, vgl. IVANOVSKAYA 1939, RATERA 1943 und BRÜCHER 1952 — voneinander abweichende Rassen bei *S. pocote* oder *S. millanii* aufgefunden und beschrieben hat, mußte der Cytologie besondere Sorgfalt zugewendet werden. Es wurden daher Herkünfte verschiedener Standorte fixiert und ausgezählt. Doch fanden sich stets (vgl. auch folgende Tabelle Nr. 1) somatisch 24 Chromosomen.

Bekanntlich gehören die beiden Arten *S. simplicifolium* und *S. subtilius* (nach БУКАСОВS Einteilung 1935) zwei verschiedenen Subsektionen an. Die erste Art wird auf Grund der radförmigen Blüte zu den „*Rotata*“ und die zweite mit sternförmiger Blüte zu der Subsektion „*Stellata*“ gerechnet. Auch im Habitus unterscheiden sich beide Species beträchtlich (vgl. Abb. 1). Ebenso ist das Areal beider Arten in der Regel getrennt, dadurch daß *S. simplicifolium* ein Repräsentant der feuchten Wolkenwaldstufe ist, während *S. subtilius* ein Bewohner der subtropischen Ebene ist. Doch findet man häufig auch *S. simplicifolium* den Bergflüssen abwärts folgend im subtropischen Phoebewald und *S. subtilius* wiederum reicht bis 1500 m in die Ackerkulturen hinein.

Beide Arten sind durch beträchtliche physiologische Differenzen ausgezeichnet. Wie TORKA (unpubl.) an von mir erhaltenem Material von *S. subtilius* nachweisen konnte, findet sich hier hochgradige Resistenz gegen den Kartoffelkäfer *Leptinotarsa decemlineata* und bei *S. simplicifolium* wurde Intoleranz gegen Virus Y

Tabelle 1. Chromosomenbestimmungen bei *S. subtilius*, *S. simplicifolium* und den Hybriden zwischen beiden.

	Sammel-Nr.	Fundort	Beschreibung des Typs	Fixierung	Färbung	Chromosomenzahl
<i>S. subtilius</i>	S. 1	Mesada II	40 cm hoch, schmalbl. typisches Exemplar	12. 3. 49 Navashin, Wurzel Merist.	Karmin	$2n = 24$
	S. 25	Mesada larga	30 cm hoch, typisches Exemplar	10. 4. 49 Navashin, Wurzel Merist.	Karmin	$2n = 24$
<i>S. simplicifolius</i>	S. 4	Rio Las Chacras	120 cm hoch, sehr große, unijugate Bl., stark behaart	1. 1. 49 Navashin, Blütenknospen	Nigrosin	$n = 12$
	S. 100	Cumbre de Sta. Ana	30 cm hoch, kleine Bl., unijugat, Stengel wenig geflügelt. Trockener Standort	22. 4. 49 Carnoy, Wurzel Merist.	Nigrosin	$2n = 24$
Hybrid	S. 53	Rio Potrero	simplic.-ähnlich, fast nur unijugate Bl., Schattenform	10. 2. 51 Carnoy, Blütenknospen	Nigrosin	$n = 12$
	S. 72	Rio Potrero	stark gefiederter, typischer Bastard. Sehr hohe (100 cm) Pflanzen	3. 3. 51 Carnoy, Blütenknospen	Nigrosin	$n = 12$

und Blattrollvirus beobachtet (vgl. BRÜCHER und ROSS 1952). Beide Arten wurden wegen dieser Resistenzeigenschaften von mir dem Erwin Baur-Institut zu Züchtungszwecken übergeben.

Wie bei vielen tuberaren *Solanum*-Arten ist die individuelle Variabilität auch bei *S. subtilius* und *S. simplicifolium* beträchtlich. Nicht vergebens sind um beide Arten sowohl von BITTER wie von BUKASOV, JUZEPUK und HAWKES zahlreiche weitere Species, Subspecies und Varietäten aufgestellt worden, die beweisen, wie verschieden bereits die wenigen Herbarexemplare gewesen sein müssen, die nach Europa zur Unter-



Abb. 1. Links *Solanum subtilius*. Rechts *Solanum simplicifolium*. Topfkulturen.

suchung gelangten. Daß ich auf Grund eigener jahrelanger Studien, inmitten des südlichen Ausläufers des Genzentrums von *Tuberarium* bei beiden Arten zu der Auffassung gelangt bin, daß *S. simplicifolium* und *S. subtilius* Kollektivspecies im allerweitesten Sinne darstellen, denen Arten wie *S. gigantophyllum* (vgl. hier BITTER 1913, S. 445), *S. microdontum* und *S. Emmea*, *Garciae*, *Knappei*, *Jujuense*, *Parodii*, *Saltense* wieder eingeordnet werden müssen, gedenke ich andernorts näher auszuführen.

Am Zusammenfluß von Rio del Campo, Rio Potrero und Rio Las Chacras im nördlichen Teil des Valle de Suncho sind die geographischen Voraussetzungen für eine Berührung der Areale beider Arten gegeben, indem *S. subtilius* dem Flußlauf des Rio de las Cañas (so heißt der Wasserlauf nach Vereinigung der 3 Flüsse) westwärts folgend bis zu 1700 m aufsteigen und bis in das Verbreitungsgebiet von *S. simplicifolium* einzudringen vermochte. Beide Arten bilden übrigens in den primitiven Maisfeldern dieser Zone gemeinsam als „papa del zorro“ ein weitverbreitetes Unkraut, wodurch Kreuzungsmöglichkeiten geboten sind.



Die *Hybriden* scheinen gegenüber den Ausgangsarten bestimmte selektionsbegünstigte Eigenschaften zu besitzen, die eine Arealausweitung ermöglichen.

So findet man z. B. an den stark besonnten Nordflanken der Quebrada, wo *S. subtilius* nie und *S. simplicifolium* nur ganz selten angetroffen wird, die Hybridenpopulation weit verbreitet. Einzelne dieser Hybriden haben offensichtlich bessere Trockenresistenz, denn sie besiedeln auch die sandigen, sich stark erwärmenden Uferstreifen und ebenso die nach Flächenbränden von der Vegetation entblößten Bergflanken.

Die Variation innerhalb der Hybridenpopulation ist beträchtlich, wenn sich auch ein bestimmter, selektionsbegünstigter Biotyp bereits abzuzeichnen beginnt, der häufiger vertreten ist (vgl. Abb. 2). Intermediäre Formen mit stärkerer Blattfiederung (3—4 Paare), mittlerer Blattbehaarung, geflügeltem Stengel und radförmiger Blüte sind die häufigsten. Daß außer einer morphologischen Aufspaltung auch bemerkenswerte physiologische Heterogenität innerhalb der Population vom Rio Potrero vorliegt, wird in recht instruktiver Weise durch die Schadinsekten demonstriert. Bekanntlich wird *S. subtilius* stark von *Epicauta* und *S. simplicifolium* von *Megalopus* (vgl. MONROS) befallen. Bezeichnenderweise trifft man nun bei den Hybriden einen typischen Mischbesatz mit beiden Schadinsekten, und zwar so, daß hochwüchsige rauhblättrige Exemplare (die *S. simplicifolium* ähnlich sind) von *Megalopus* befallen werden, während die niedrigen, glattblättrigen, stark gefiederten Formen Fraßspuren und starken Besatz mit *Epicauta* zeigen. Daß Ausnahmen vorkommen, ist im Hinblick auf das freie Spalten zahl-

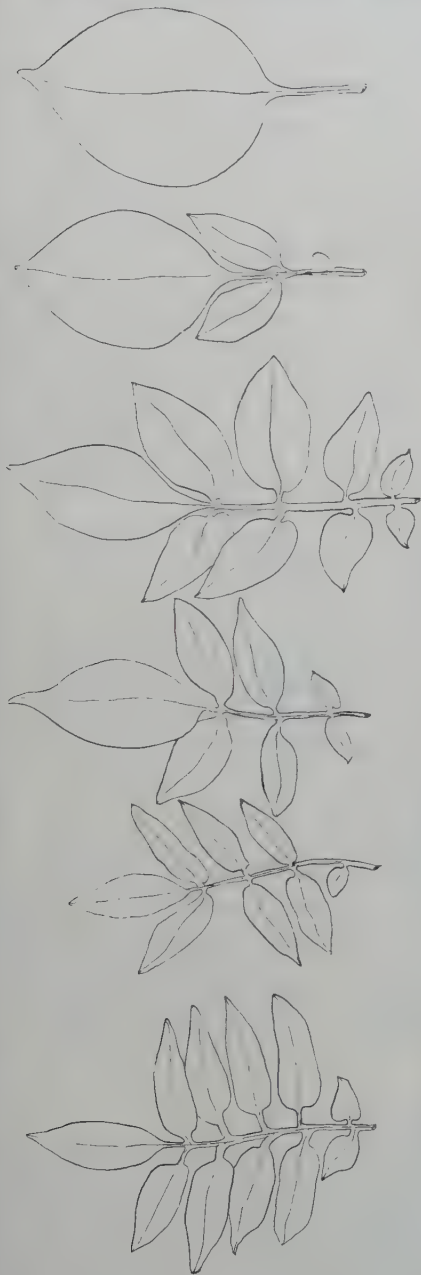


Abb. 2. Die außerordentliche Variation der Blattform innerhalb der Hybridenpopulation. Links: *S. subtilius*, Nr. 2 bis Nr. 5 Hybriden; rechts: *S. simplicifolium*. Die Blätter wurden dem 5. Nodium entnommen.

reicher Erbfaktoren zu erwarten. Im Sommer 1951 ließ ich in der Cuenca del Potrero 50 verschiedene Exemplare wahllos durch 2 nichtinformierte Mitarbeiter einsammeln, um jegliche bewußte Typenselektion innerhalb der Hybridenpopulation auszuschalten. Diese Pflanzen wurden unmittelbar darauf lebend

gemessen und untersucht, von mehreren wurden Knospenfixierungen vorgenommen und schließlich das gesammelte Material herbarisiert<sup>1</sup>.

Wie aus der nachfolgenden Tabelle hervorgeht, ist es nicht möglich, hinsichtlich der gewählten Merkmale: Wuchshöhe, Anzahl der Nodien, Fiederung, Kelchhaaarung, Blattgestalt, Blüte oder Längen-Breiten-Index innerhalb der Population übereinstimmende Typen aufzufinden. Exemplare mit ungefiertem, oval-rundem Blatt wechseln mit 5paarig gefiederten ab, und hinsichtlich der Kelchzipfelbildung (die für beide Ausgangsarten typisch ist) findet man ebenfalls alle Übergänge. Kennzeichnend ist vor allem das Verhalten des Längen-Breiten-Index des Endfiederblattes. Bei *S. simplicifolium* ist es groß, oval; häufig sind die paarigen Fieder ganz ausgefallen. Bei *S. subtilius* hingegen sind die Endfieder klein, meist 3mal so lang als breit, länglich zugespitzt. Die Population der Hybriden zeigt hinsichtlich dieses Merkmals eine Variation, die von Indexzahlen 40—90 alle Möglichkeiten umfaßt. Angesichts einer derartig hochgradigen Variabilität eines wesentlichen Merkmals muß jede Typenbeschreibung versagen.

Zum besseren Verständnis der Hybridenmerkmale seien in der folgenden Zusammenstellung einige kennzeichnende Merkmale der beiden Elternarten angegeben. Im übrigen wird auf die Diagnosen bei BITTER (1913) verwiesen.

*S. simplicifolium:*

Wuchshöhe: variiert zwischen 40—90 cm  
 Blattlänge: 10—33 cm  
 Blattbreite: 6—19 cm  
 Blatffiederung: 1—2 Paare, häufig unterdrückt  
 Blattbehaarung: kräftige, rauhe Behaarung  
 Stengel: stets kantig, oft mit 3—5 mm breiten,  
 stark anthozyangefleckten Flügeln  
 Kelch: stets behaart, mit 2 langen und  
 3 kürzeren Zipfeln  
 Kelchgröße: ausgebreitet  $\varnothing$  15—17 mm  
 Kelchzipfel: 4—13 mm  
 Antherenlänge: 6—8 mm  
 Blütendurchmesser: 26—36 mm  
 Blütenform: radförmig mit kurzen Zipfeln

*S. subtilius:*

Wuchshöhe variiert zwischen 15—50 cm  
 Blattlänge: 7—20 cm  
 Blattbreite: 5—10 cm  
 Blatffiederung: 4—7 Paare  
 Blattbehaarung: fehlt oder sehr zart  
 Stengel: kantig, in seinem unteren Teil  
 schwach geflügelt  
 Kelch: unbehaart, oder sehr schwach be-  
 haart, die 5 Abschnitte stumpf  
 Kelchgröße: ausgebreitet  $\varnothing$  5—10 mm  
 Kelchzipfel: 2—3 mm  
 Antherenlänge: 5—6 mm  
 Blütendurchmesser: 18—27 mm  
 Blütenform: sternförmig mit langen Zipfeln

Bei den Hybriden beobachtet man Blütendurchmesser bis 36 mm. Die Antheren sind gut ausgebildet, und variieren in der Länge zwischen den beiden Elternformen. Pollen wird ausgebildet, scheint aber nicht befruchtungsfähig zu sein. An dieser Stelle wären interessante Untersuchungen über die Ursachen der Sterilität anzusetzen. Eine Messung bei jeweils 50 Antheren ist in folgendem Diagramm (Abb. 3) wiedergegeben.

### Diskussion.

Der vom Aconquija-Gebirge beschriebene Fall einer spontan entstandenen Hybridenpopulation zwischen *S. simplicifolium* und *S. subtilius* ist nach meinen Beobachtungen während mehrerer Wildkartoffelsammelreisen in Nordwest-Argentinien kein einzelstehender. Ich fand ähnliche Erscheinungen in der Provinz Jujuy (Tres Cruces) bei 2 Arten, die noch nicht bestimmt sind, ferner in der

<sup>1</sup> Das Herbarmaterial befindet sich in den Sammlungen des Catedra de Genetica der Universität Tucuman und kann von Interessenten eingesehen werden. In diesem Zusammenhang danke ich meinen Studenten A. FIEBRIG und H. HUECK, die mir beim Sammeln wertvolle Dienste leisteten.



Tabelle 2.

Nr.	Wuchs- höhe	Zahl der Nodien	Blatt- länge	Blatt- breite	Fiederung des Blattes	Längen- Breiten- Index	Blatt- behaarung	Kelch- behaarung	Flügelung des Stengels
1	17	12	8	6	3—4	75	stark	fehlt	sehr gering
2	21	10	7	5	3—4	71	stark	fehlt	sehr gering
3	26	9	14	8	3—4	57	gering	fehlt	fehlt
4	30	7	10	6	2—4	60	fehlt	fehlt	fehlt
5	28	9	11	5	2—4	45	gering	fehlt	gering
6	31	9	14	10	3—4	71	gering	fehlt	gering
7	25	10	11	8	3	73	gering	fehlt	sehr gering
8	40	11	14	6	4—5	43	mittel	fehlt	fehlt
9	27	8	11	8	3	73	fehlt	fehlt	fehlt
10	36	14	17	9	4—6	53	fehlt	fehlt	stark
11	26	8	11	9	3	82	gering	fehlt	fehlt
12	23	9	15	13	2	87	mittel	fehlt	mittel
13	25	11	15	12	2	80	mittel	fehlt	stark, 3 mm
14	18	8	13	9	2	69	mittel	fehlt	gering
15	28	7	13	11	1—2	85	stark	fehlt	gering
16	17	9	14	12	1—2	86	stark	fehlt	gering
17	24	8	17	13	1—2	85	mittel	fehlt	gering
18	12	5	13	12	1—2	92	mittel	fehlt	fehlt
19	15	8	14	11	2	79	mittel	fehlt	gering
20	13	6	11	9	1	82	mittel	fehlt	gering
21	30	10	18	11	3	61	stark	vorhanden	mittel, 2 mm
22	25	13	21	15	2—3	71	stark	mittel	stark, 3 mm
23	29	14	19	14	2—3	73	mittel	gering	stark
24	24	10	18	14	2	78	stark	mittel	stark, gewellt
25	31	12	14	11	2—3	81	mittel	mittel	stark
26	50	14	23	14	2	61	mittel	stark	stark, 4 mm
27	28	7	16	12	2	75	mittel	mittel	mittel
28	25	11	16	11	2	69	stark	stark	stark
29	68	11	29	12	3	45	mittel	vorhanden	stark, 3 mm
30	48	9	20	16	2	80	mittel	vorhanden	mittel
31	33	9	19	10	0—1	53	stark	mittel	sehr stark 4 mm
32	29	10	15	8	0—1	53	stark	stark	sehr stark 4 mm
33	23	8	18	10	0—1	56	stark	vorhanden	stark
34	39	9	16	8	0	50	stark	mittel	sehr stark 4 mm
35	33	8	15	10	1	67	mittel	mittel	mittel
36	20	7	13	8	1—2	62	mittel	vorhanden	mittel
37	23	9	16	10	1—2	63	stark	stark	sehr stark 4 mm
38	26	11	20	13	2—3	65	stark	stark	sehr stark 4 mm
39	40	8	12	6	2—3	50	schwach	mittel	schwach
40	34	8	15	11	2	73	mittel	mittel	stark
41	38	10	17	11	2—3	65	stark	vorhanden	mittel
42	42	11	21	15	3	71	mittel	vorhanden	sehr stark 4 mm
43	37	9	15	11	2	74	mittel	vorhanden	sehr stark 4 mm
44	38	11	16	10	3	63	mittel	mittel	stark
45	37	10	15	11	2	74	mittel	mittel	stark
46	21	9	13	10	1—2	78	mittel	mittel	mittel
47	16	7	13	9	2	69	mittel	mittel	mittel
48	40	13	14	9	4	64	gering	fehlt	fehlt
49	18	10	13	8	3—4	61	gering	fehlt	fehlt
50	23	14	9	9	4	64	fehlt	fehlt	gering

Provinz Tucuman (Tafi de Valle) und schließlich in der Provinz Catamarca an mehreren Plätzen zwischen *S. vernei* oder *S. catamarcae* und anderen Arten des Hochgebirges. Der Besitz von Tuberkeln ermöglicht es solchen Hybriden, sich auch bei Pollensterilität am Leben zu erhalten. Und in gewissen Fällen vermögen solche Kreuzungsprodukte — auf Grund einer vorteilhaften Kombination von Erbanlagen — auch Areale zu besiedeln, in welchen ihre Elternformen keine optimale Anpassung besitzen. So besiedelt in der Provinz Jujuy die Hybriden-

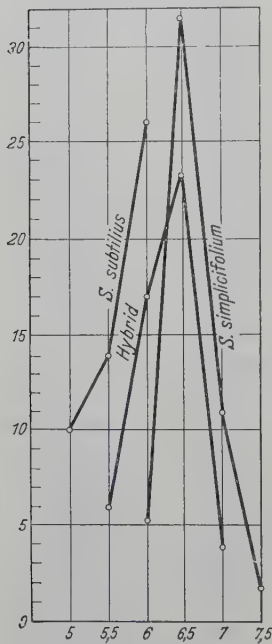


Abb. 3. Vergleich der Antherenlänge.

population bei Tres Cruces *Sanddünen*, in welche die Elternformen nicht eindringen. Letzteres Beispiel ist insofern instruktiv, als die bereits untersuchten Bastarde 36 Chromosomen besitzen, also aus einer Kreuzung zwischen einer 48chromosomigen mit einer 24chromosomigen Art hervorgegangen sein müssen.

Auch in unserem hier beschriebenen Beispiel sind bei gewissen Hybriden zwischen *S. simplicifolium* und *S. subtilius* infolge genetischer Transgression Formen herausgespalten, die stärkere Insolation besser als die Elternarten ertragen und deswegen die offenen Nordhänge besiedeln können.

Es ist offensichtlich, daß das relativ häufige Vorkommen solcher natürlicher Kreuzungen zwischen tuberaren *Solanum*-Arten auch für die Taxonomie dieser an sich schon komplizierten Gruppe weitere Schwierigkeiten mit sich bringt. Bereits jetzt schon muß gefordert werden, daß von kritischen oder neu zu beschreibenden Arten als erstes *cytologische* Untersuchungen vorgenommen werden, und bei Herbarsammlungen die gesamte Variationsbreite der Species erfaßt wird. Sind die möglichen Ausgangsformen bereits verschieden in der Chromosomenzahl (Beispiel von Tres Cruces), so hat das Karyogramm *ausschlaggebende*

Bedeutung für den Artcharakter. In zweifelhaften Fällen müßten auch durch den Systematiker *Kreuzungen* vorgenommen werden. Unerläßlich erscheint ferner die Aufzucht der vorhandenen Ökotypen unter *gleichartigen* Milieubedingungen, wozu ja das Vorhandensein der Knollen leichte Handhabe bietet.

Wie nutzbringend es bisweilen sein kann, vor Veröffentlichung von Art-diagnosen die zahlreichen Varianten lebend — unter gleichen Umweltbedingungen — zu kultivieren, demonstriert die bekannte Kollektivspecies *S. subtilius*. Diese Art ist die häufigste Wildkartoffel in der Ebene von Tucuman über Salta bis Jujuy und den Landleuten als „Unkraut“ unter den verschiedensten Namen, wie „papa del zorro“, „papa yute“, „papa del campo“ wohlbekannt. Begreiflicherweise variiert diese Wildkartoffel in ihrem mehr als 500 km umfassenden Verbreitungsgebiet auch etwas. Daß diese Standortsvarianten von *S. subtilius* BITT. aber von jeder europäischen Kartoffel-Sammelexpedition zum Anlaß von Neubeschreibungen genommen werden, sei es als *Solanum Emmeae* bei JUZEPUK 1937, als *S. Horovitzii* bei BUKASOV 1937, *S. Knappei* bei JUZEPUK und BUKASOV



1937 oder *S. Saltense* bei HAWKES 1944, erleichtert nicht gerade den Überblick: ich vermute auch, daß *S. Parodii* Juz. und БУК., *S. Garciae* Juz. und БУК., sowie *S. jujuynense* HAWK. hierher gehören.

### Zusammenfassung.

Die in der Resistenzzüchtung bei Kartoffeln verwendeten *Solanum simplicifolium* BITT. und *S. subtilius* BITT. überschneiden sich in ihren Arealen im Aconquija-Gebirge (Prov. Catamarca) im Tal des Rio Potrero. Infolgedessen konnten natürliche Hybriden entstehen, begünstigt durch das zeitliche Zusammenfallen der Blütezeit und durch die gleiche Chromosomenzahl ( $2n = 24$ ). Die Hybridenpopulation scheint gegenüber den Elternformen gewisse Selektionsvorteile zu besitzen, da sie in wachsender Ausbreitung begriffen ist. Die Ausbreitung geschieht — bei mangelhafter Beerenbildung — hauptsächlich auf vegetativem Wege durch Knollen. Die Möglichkeit der Artbildung auf diesem Wege wird diskutiert und die taxonomische Schwierigkeit bei der Einordnung solcher Hybriden an Beispielen demonstriert.

### Literatur.

BITTER, G.: Solana nova vel minus cognita. V. Fedde Rep. spec. nov. regni vegetab. **11**, 349 (1913). — BRÜCHER, H.: Investigaciones citologicas y ecologicas sobre papas silvestres de la Argentina. (Manuskript 1953.) — BRÜCHER, H., y H. ROSS: La importancia de las especies tuberiferas de Solanum del Noroeste Argentino, como fuente de resistencias a las enfermedades. Lilloa (Tucuman) **1952**. — БУКАСОВ, С.: Cuatro nuevas especies de *Solanum* de la flora argentina. Rev. argent. Agron. **4**, 238 (1937). — HAWKES, G.: Potatoes collecting expeditions in Mexico and South America. II. Systematic classification of the collections. Imp. Bur. Plant breeding and genetics. Cambridge 1944. — ИВАНОВСКАЯ, Е.: Cytological study of *Solanum Millanii* БУК. et LECHN. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS. **1939**, 389. — JUZEPZUK y БУКАСОВ: Nuevas especies de *Solanum* de la flora argentina. Rev. argent. Agron. **3**, 225 (1936). — MONRÓS, F.: *Megalopus Jacobii*, nueva plaga de Solanaceas en el Noroeste Argentino (Manuskript). 1952. — RATERA, E.: Numero de cromosomas de algunas Solanaceas argentinas. Rev. Fac. Agron. y Veter. **10**, 77 (1943).

Prof. Dr. H. BRÜCHER, Catedra de Genetica, Universidad Nacional de Tucuman,  
Tucuman Miguel Lillo 205, Argentinien.

## KURZE BETRACHTUNGEN ZU EINIGEN GRUNDPROBLEMEN DER EPILOBIUMGENETIK.

Von

ERNST LEHMANN.

(Eingegangen am 7. Oktober 1952.)

In meinen Aufsätzen vom Jahre 1942: „Plasmon in der Gattung *Epilobium*“ und 1950: „Plasmonbegriff und Störungssysteme in der Gattung *Epilobium*“ habe ich mich bemüht, den Wandel der Auffassungen über das Plasmon in dieser Gattung wie den jeweiligen Stand unserer diesbezüglichen Kenntnisse unter möglichst umfassender Heranziehung der Literatur darzustellen. Mit Hinblick auf einige Publikationen und Gedankengänge neuester Zeit halte ich es indessen für notwendig, einige Grundprobleme nochmals einer kurzen zusammenfassenden Betrachtung zu unterziehen, was besonders glücklich durch Gegenüberstellung älterer Anschauungen mit den neuesten Gedankengängen möglich ist. Bezüglich aller Einzelheiten und der hier nicht besonders herangezogenen Literatur verweise ich auf die in den beiden angeführten Arbeiten gegebenen Daten.

1. *Die Goneoklinie.* Die Goneoklinie spielte zunächst bei den Versuchen, die Verschiedenheiten reziproker Bastarde zu erklären, eine durchaus vordringliche Rolle. So führten RENNER und KUPPER (1921, S. 204) gelegentlich ihrer Erörterung über die plasmatische Bedingtheit des Zustandekommens der reziprok verschiedenen *Epilobium*-bastarde aus: „In der Entscheidung Metroklinie oder Patroklinie scheint mir das Hauptproblem der reziproken Bastarde zu liegen.“ Als bald ergab sich indessen nach mancherlei Diskussionen, daß diese Auffassung nicht zutreffen konnte. Bei den reziproken Verschiedenheiten der *Epilobium*-bastarde handelt es sich ja fast ausschließlich um Entwicklungsstörungen, die keine Beziehung auf die Merkmale der Eltern erlauben, so daß auch von Goneoklinie in einem tieferen Sinne nicht gesprochen werden kann. Auf dem Boden dieser Erkenntnis führte LEHMANN (1941, S. 741) aus: „Hiermit ist also die von RENNER als Hauptproblem der reziproken Bastarde bezeichnete Entscheidung Metroklinie oder Patroklinie jedenfalls für die reziproken *Epilobium*-bastarde vollauf verlassen. Das Problem besteht, wie ich 1928 ausführte, in der Erklärung der reziprok verschiedenen oder gleichen Entwicklungsstörungen bzw. Entwicklungshemmungen.“

Darüber hinaus hat nun OEHLKERS (1952, S. 223) an der Hand seines eigenen Versuchsobjektes *Streptocarpus* wie für weitere Objekte dargelegt, daß der Bezeichnung Goneoklinie auch mit Hinblick auf andere Merkmale, die nicht in ausgesprochenen Störungen bestehen, die ihr bisher beigelegte Bedeutung abzusprechen sei. Er führt aus: „Zugleich wird man die Bezeichnung „Goneoklinie“ mit ihren Einzelbestimmungen ‚Metroklinie‘ und ‚Patroklinie‘ tunlichst aufgeben, sie sind als überholt zu betrachten.“ (Vgl. dazu indessen KÜHN, 1949, S. 199 und FITTING 1949, S. 100.) Auf jeden Fall wird man dann, wenn man in Verbindung mit reziprok verschiedenen Bastarden von der phänotypischen Erscheinung der Goneoklinie spricht, die Grundlagen ihres Zustandekommens klarstellen müssen (LEHMANN 1941, S. 696).



2. *Das spezifische Plasmon.* Der Wechsel in der Wertschätzung des Goneokliniebegriffes bei der Erfassung der plasmatischen Grundlage reziprok verschiedener Bastarde gewinnt dadurch besonders an Wichtigkeit, daß es ja gerade dieser Begriff war, welcher eine wesentliche Rolle bei der Begründung dessen spielte, was man „spezifisches Plasmon“ nannte. Schon RENNER und KUPPER (1921, S. 204) führten aus: „Und zwar begünstigt das Plasma jeder Art die Ausprägung des der Art eigenen Charakters.“ Vor allem aber gewann dieser Begriff durch Übertragung der Erfahrungen v. WETTSTEINS an Moosen auf unsere Gattung auch für die *Epilobiengenetik* immer mehr an Bedeutung. Wie es bei den Untersuchungen v. WETTSTEINS an Moosen geschah, so war man auch bei den Epilobien bemüht, durch zahlreiche Kreuzungsversuche zu erweisen, daß sich die Metroklinie und die aus ihr abgeleitete Plasmonverschiedenheit im umgekehrten Verhältnis zur systematischen Verwandtschaft der Arten steigerte. Noch ganz aus den Gedankengängen des Mendelismus heraus suchte man auch im Plasmon nach unmittelbar merkmalsbestimmender Wirkung entsprechend der jeweiligen, letzten Endes vom Kerne abhängigen morphologisch systematischen Einteilung.

Der Versuch mißlang allerdings vollständig. Den Todesstoß empfing die Vorstellung eines spezifischen Plasmons in diesem Sinne aber durch die Feststellung von LEHMANNs Schüler OSKAR SCHNITZLER (1933, S. 338, Abb. 6 und 7), daß reziproke Bastarde zwischen den beiden, der Sektion *Eriophora* angehörigen Arten, *E. hirsutum* und *E. parviflorum* extreme Verschiedenheiten von viel größerem Ausmaße aufweisen können, als sie bei Kreuzung weitest entfernt stehender Arten der Gattung zur Beobachtung kommen. Wie überraschend das damals war, geht am besten aus der Wichtigkeit hervor, die RENNER (1929, S. 26) der von ihm noch vertretenen Meinung beilegte, „daß die reziproken Bastarde zwischen den beiden *Eriophorae*, *E. hirsutum* und *parviflorum* . . . sich, wie es scheint, nicht oder kaum unterscheiden, wofür LEHMANN und SCHWEMMLE keine Erklärung zu haben scheinen.“ Hinzutrat die weitere Beobachtung SCHNITZLERS, daß schon zwischen Sippen von *E. hirsutum* reziprok verschiedene Bastarde auftreten, eine Feststellung, die dann von MICHAELIS (1938, 1939ff.) in weitgehendem und besonders eindrucksvollem Maße ausgebaut wurde. Infolge dieser wie früherer Erfahrungen konnte LEHMANN schon alsbald nicht die Annahme eines spezifischen Plasmons im ursprünglichen Sinne teilen. Und wenn auch MICHAELIS noch längere Zeit an derselben festhielt, so rückte er doch mehr und mehr von ihr ab. Immerhin aber ist bis heute in der Aufstellung des Gegensatzes sippeneigenes und sippenfremdes Plasmon noch ein letzter Rest von der ursprünglichen morphologisch-systematischen Fassung des spezifischen Plasmons bestehengeblieben. „Wir werden auch davon absehen müssen“, sagt LEHMANN (1942, S. 73). „Wir werden fragen müssen: Was ist verschieden, wenn die Hemmungen einseitig oder zweiseitig auftreten? — Nur wenn wir ganz von solchen systematischen Grundlagen wie Art, Varietät und Sippe absehen und nur auf die tatsächlich verschieden wirksamen Prinzipien abstellen, dürften wir hier weiterkommen.“

In Verbindung mit diesen Ausführungen scheinen die beiden folgenden Äußerungen aus neuester Zeit besonders aufschlußreich. CASPARI (1948, S. 57) führt aus: „An old theory, going back to BOVERI and JACQUES LOEB . . . seemed

at first to gain support from the findings of v. WETTSTEIN and of SKALINSKA, that the wider the taxonomic difference between two organisms was, the greater was the difference between reciprocal hybrids. More recent investigations have tended to disprove this contention. Most of the cytoplasmic differences known now are found between subspecies, varieties and strains of the same species." Und OEHLKERS (S. 234) zieht wohl die einzig mögliche Konsequenz aus dieser Erfahrung mit folgenden Worten: „Zu ihrer Manifestation in einer neuen Generation bedürfen die Gene einer plasmonischen Komponente, die ihnen spezifisch zugeordnet ist. Unter spezifisch haben wir hier zu verstehen, daß ein bestimmtes Plasmon die Manifestation einer bestimmten Serie von Genen im Vergleich mit einem anderen Plasmon fördert, verändert oder bis zur Ausschaltung hemmt.“ Da dies aber bei den verwandten Stämmen, ja nach den neuesten Untersuchungen von MICHAELIS (1948, S. 32) innerhalb ein- und desselben Individuums zeitweise verschieden sein kann, so hat das Wort spezifisch hier den Sinn, in welchem es so lange auch in Verbindung mit den Plasmonuntersuchungen gebraucht wurde, verloren. Das wird noch offensichtlicher im Lichte der Schlußfolgerung von OEHLKERS (S. 229), daß wir „jedem Gen für seine Entfaltung ein spezifisches Zusammenwirken mit dem Plasmon zuordnen können“. Wie diese Zuordnung dann in den einzelnen Arten und Sippen tatsächlich erfolgt, ja wie es sich etwa bei Plasmonveränderungen im einzelnen Individuum abspielt, ist Gegenstand einer eigenen Problematik. Hier setzt wohl auch die Entscheidung über die Frage der Wirkung „plasmaeigener“ Gene, d. h. solcher, die einem Bastard durch die Mutter zukommen, an, worüber ja bislang die Meinungen von MICHAELIS, CASPARI und OEHLKERS noch geteilt sind. Vielleicht kann bei der Klärung dieser Frage auch der Befund von WÜBBELER (1950, S. 368 und 388) mit herangezogen werden, nach dem ein oder mehrere störende Faktoren auch von weiblicher Seite durch *E. hirsutum* 43 in ein *E. parviflorum* eingeführt und wirksam werden können.

3. *Zusammenwirken von Genom und Plasmon.* Im Jahre 1927 berichtete SCHWEMMLE über die ersten Dreifachkreuzungen in der Gattung *Epilobium*, welche er ausgehend von Kreuzungen erstellte, die LEHMANN (1919) zwischen mehreren von ihm aufgefundenen *roseum*- und *parviflorum*-Biotypen mit verschiedenen Störungsfolgen durchgeführt hatte. Während nun, wie CORRENS (1937, S. 105) ausführte, „RENNER und KUPPER die Unterschiede in den Kronblättern und in der Fertilität nur auf mangelhafte Eingewöhnung des *roseum*-Genoms im *parviflorum*-Plasma zurückführten, nimmt SCHWEMMLE hier eine etwas abweichende Haltung ein; nach seinen Erfahrungen mit den verschiedenen *roseum*-Sippen sind diese Unterschiede in den Genomen durch Hemmungsfaktoren bedingt, die sowohl durch die männlichen wie die weiblichen Keimzellen übertragen werden, sich aber erst bei dem Zusammentreffen des Plasmas mit dem Spermakern bemerkbar machen. Sie werden durch das jeweilige mütterliche Plasma deutlich beeinflußt, und zwar wieder je nach der *roseum*-Sippe verschieden stark“. Diese Untersuchungen SCHWEMMLES haben alsbald besonders Aufmerksamkeit gefunden. LEHMANN hat sie 1928 in zustimmendem Sinne diskutiert, während RENNER sie auf Grund seiner abweichenden Auffassung wie gewisser anfänglicher Unvollkommenheiten der Deutungen SCHWEMMLES abträglich kritisierte und in Zweifel zog (1929, S. 26). In neuester Zeit fanden diese Untersuchungen wiederum positive und eingehende Würdigungen durch CASPARI



(1948, S. 29) und im besonderen durch OEHLKERS (1952, S. 227). Letzterer kommt trotz mancherlei wesentlicher von SCHWEMMLE abweichender Deutungen zu folgendem Schluß: „Das unbestreitbare Verdienst SCHWEMMLES mit seinen Arbeiten von 1927 ist unserer Meinung nach in dem ersten klaren Nachweis zu erblicken, daß auch die Verschiedenheiten der reziproken *Epilobium*-Bastarde durch ein Zusammenwirken isolierbarer karyotisch gebundener Gene und des Plasmons zustande kommen.“

In weitgehendem Maße aber haben die Untersuchungen SCHWEMMLES die Grundlage für eine Fülle weiterer Kreuzungsuntersuchungen in der Gattung *Epilobium* gelegt. Vorerst hatten seine Untersuchungen ja noch nichts Bindendes zur Klärung der Frage beigebracht, inwieweit Genom und Plasmon auch am Zustandekommen der starken reziproken Hemmungsverschiedenheiten der *hirsutum*- bzw. *parviflorum*-Bastarde beteiligt sind. Die von SCHWEMMLE ventilierte Möglichkeit der Übertragung seiner Ergebnisse an den *roseum-parviflorum*-Bastarden auf die *hirsutum-parviflorum*-Fälle wurde folgerichtig von RENNER (1929, S. 26) abgelehnt. Es bot sich aber eine Möglichkeit zur experimentellen Prüfung der Frage im Anschluß an den von SCHNITZLER (1933, S. 305) erhobenen Befund, daß sich verschiedene Sippen von *E. hirsutum* in ihrem Störungsgrad bei Kreuzung mit anderen Arten sehr verschieden verhalten können. Durch Erstellung von Dreifachkreuzungen zwischen zwei solchen Sippen und einer dritten Form erwies nun LEHMANN in Verbindung mit seinem Schüler OTTMAR SCHNITZLER, daß auch hier, entsprechend den Befunden SCHWEMMLES, einmal eine spaltende genomatische Grundlage, zum anderen das Plasma am Zustandekommen der reziprok verschiedenen Störungen und der Entfaltung der Merkmale gemeinsam bestimmend beteiligt sind (LEHMANN 1932, S. 167 und 1944, S. 439). Daß auch bei den zur Verwendung gebrachten *hirsuta*, entgegen der anfänglichen Meinung LEHMANNs, mehrere Faktoren am Hervorbringen der Störungserscheinungen beteiligt sein können, wurde von diesem Autor später in eingehenden Untersuchungen erwiesen. Dabei fanden sich auch solche Faktoren, bei denen eine weitgehende Unabhängigkeit der Entfaltung von verschiedenen Plasmen nicht zu bezweifeln war (LEHMANN 1924, S. 1, WÜBBELER 1950, S. 239; PRIOR 1946, LEHMANN und PRIOR, 1953). So konnte CASPARI (1948, S. 29) ausgehend von SCHWEMMLES Untersuchungen ausführen: "This type of experiment has been repeated by LEHMANN and his students, by BRÜCHER and by MICHAELIS with many different *Epilobium* species, and the action of segregating genes has been definitely established."

Damit war auch die Brücke geschlagen zu den unterdessen erschienenen, grundsätzlich bedeutsamen Genomverlagerungsarbeiten von MICHAELIS und der reichen experimentellen Arbeit dieses Autors. Sie deckte eine überraschende Vielfalt der Zusammenarbeit von Genom und Plasmon bei der Merkmalsentfaltung auf. Es wurde ein Einblick in das System der Zelle geschaffen, welcher die weitesten Perspektiven eröffnet, aber auch den verschiedensten Theorien, die zu den festen Anhaltspunkten in der Flut der Erscheinungen führen sollen, zur Grundlage dienen. Immer aber bleibt darüber hinaus das Problem offen, wieso gerade die Arten der Gruppe *Eriophora* so reiche Möglichkeiten des Fortschrittes bieten, während sich die übrigen Arten der Gattung nach dieser Richtung so ausgesprochen spröde erweisen.

4. *Prädetermination — Dauermodifikation — Plasmon.* Über diesen Fragenkomplex bestehen heute noch mancherlei Meinungsverschiedenheiten. Sie aufzuzeigen, ist hier nicht unsere Aufgabe. Dagegen muß zu den Darlegungen Stellung genommen werden, welche OEHLKERS über die vermeintlichen diesbezüglichen Auffassungen LEHMANNs gemacht hat. Wir beschränken uns dabei fast ausschließlich auf eine Gegenüberstellung der Ausführungen von OEHLKERS und einiger Zitate aus früheren Arbeiten LEHMANNs.

A. OEHLKERS (1952, S. 223):

„Um die eben entwickelte Vorstellung noch genauer zu festigen, sei auf die modernen Arbeiten eingegangen, die der Prädetermination zugeneigt sind. Wir können uns die Arbeit dadurch vereinfachen, daß wir uns ausschließlich mit einer Arbeit SCHWEMMLES von 1927 befassen; denn alle die zahllosen Arbeiten LEHMANNs und seiner Schüler basieren im Grunde genommen auf dieser allein, ohne daß das jemals mit wünschenswerter Präzision festgestellt worden ist.“ S. 226: „Die Interpretation“ der oben erwähnten Arbeit SCHWEMMLES durch OEHLKERS „hat indessen den Vorzug vor letzterer (der SCHWEMMLES), daß sie einmal die Resultate von MICHAELIS berücksichtigt und zum anderen, daß sie den Fehler vermeidet, der darin liegt, den Erbfaktoren, um die es sich bei dieser Auseinandersetzung handelt, im eigenen Plasmon nicht nur eine Hemmungswirkung zuzuschreiben, die sie offensichtlich darin nicht haben, sondern sogar auch noch eine Prädetermination des Plasmas in der Eigenschaft, die sie nicht besitzen. Gerade das nämlich ist die Grundlage, auf der LEHMANN und seine Schüler von 1929—1942 in zahlreichen Arbeiten ein ganzes Gebäude errichtet haben. Es wiederholt sich fast monoton: monofaktoriell spaltende ‚Hemmungsfaktoren‘ sollen erwiesen werden, und auf deren Tätigkeit werden die Eigenschaften des Plasmas zurückgeführt . . . So wären bei einer rechtzeitigen kritischen Erörterung der von SCHWEMMLE geschaffenen Grundlagen . . . die überaus umfangreichen Publikationen LEHMANNs (1939—1942) nicht notwendig gewesen.“

B. LEHMANN.

a) 1941, S. 638 Anm.: „Da bis in die neueste Zeit immer wieder mit seltener Hartnäckigkeit behauptet wird, ich führte die reziproken Unterschiede von *Epilobium*-Bastarden auf unifaktoriell spaltende Hemmungsgene zurück, sehe ich mich genötigt, nochmals einige Stellen aus meinen und anderer zuständiger Forscher Arbeiten anzuführen, welche die *Unrichtigkeit* dieser Behauptungen erweisen.“ Es sei davon abgesehen, diese Ausführungen hier zu wiederholen. Nur möge nochmals kurz bemerkt sein, wie wir den Begriff Hemmungsgen auffassen (LEHMANN 1939, S. 634 Anm.): „Es handelt sich hier natürlich nicht um Gene, die der Hemmung wegen da sind . . . Zweifellos sind diese von uns sog. ‚Hemmungsgene‘ Faktoren, welche die Entwicklung beeinflussen. In *E. hirsutum* und dessen Rassenkreuzungen werden sie ja nicht oder in gewissen Fällen schwach hemmend bemerkbar; sie sind dort offenbar für normale Entwicklung verantwortlich.“

b) LEHMANN und DUPPEL<sup>1</sup> führten aus: „SCHWEMMLE (1927) und LEHMANN (1928) gingen auf Grund ihrer anfänglichen Erfahrungen davon aus, daß die Störungserscheinungen auch bei reziprok verschieden gestörten Bastarden letzten Endes von einem Gen bedingt seien. Sie dachten sich diese Genwirkung zunächst

<sup>1</sup> LEHMANN u. DUPPEL: Züchter 1950, 124.



direkt auf das Plasma ausgeübt. Sie nehmen eine durch die damaligen Befunde gestützte, parallele Auswirkung von Gen und Plasma an<sup>1</sup>. Mit der Erweiterung des Versuchsmaterials hat sich diese Annahme als nicht haltbar erwiesen, ja es hat sich ergeben, daß Plasma und Kern nebeneinander gegensätzlich wirken können. Die ursprüngliche Annahme wurde aufgegeben<sup>2</sup>.“ Und weiter: „Die Vorstellung LEHMANNs und SCHWEMMLES hat zu einer lebhaften Polemik den Anlaß gegeben; auch nachdem sie von den Autoren eindeutig verlassen worden war, überschattete sie überraschenderweise die *Epilobium*-Problematik noch immer weithin. Eine erneute Stellungnahme zu ihr erübrigt sich.“ — Eine abermalige Erörterung verlassener Gedankengänge ohne Bezugnahme auf das, was sich unterdessen ereignet hatte, muß naturgemäß überraschen.

c) Klar und deutlich aber geht die Ablehnung des Prädeterminationsstandpunktes durch LEHMANN schon aus den folgenden Ausführungen hervor (1936, S. 664): „Somit war der Weg frei zur Auffassung dieser plasmatischen Wirkungsqualitäten als einer Art von Dauermodifikation, wie sie von uns und HÄMMERLING schon seit langem vertreten wurde. MICHAELIS hat sich bei seinem Vortrag in Jena ebenfalls auf den Boden dieser Anschauung gestellt.“ Und weiterhin (1942 S. 82): „Daß einfache Prädetermination im Sinne von KÜHN (1927) hier nicht in Frage kommt, darüber sind sich heute alle einig.“ So war die Prädeterminationshypothese überholt.

Prädetermination und Dauermodifikation sind aber grundsätzlich verschiedene Vorgänge (JOLLOS 1939, S. 86). Dagegen heißt es bei CASPARI (1948, S. 56): „In view of the facts described, and in the absence of any further experiences it seems to be a matter of convenience, whether dauermodifications and plasmoneffects should be considered as different degrees of the same phenomenon, or as fundamentally different effects.“ Das Studium der Stufenfolge von den Dauermodifikationen bis zu den Plasmonen großer Beständigkeit dürfte aber nunmehr in den Mittelpunkt des Interesses gerückt sein<sup>3</sup>.

d) 1939 (Jb. Bot., S. 640) führt LEHMANN aus: „Ob man aber die im Plasma weitergegebenen wirkenden Stoffe, die nach unserer Meinung Hormonen, Viren oder verwandten Stoffen zuzurechnen sind oder nahestehen, Gene nennen und darauf aufbauend die Bezeichnung Plasmon beibehalten will oder nicht, das wird so lange ein Streit um Worte sein, als man über die Natur dieser in der Pflanze vorkommenden Stoffe auf der einen Seite, der Gene auf der anderen keine eindeutige Klarheit hat.“ Heute, nach einem Jahrzehnt weiterer intensiver Forschung wird die Sachlage treffend durch die folgenden Ausführungen CASPARIS (1948, S. 60) gekennzeichnet: „The material summarized in this review seems to establish the fact, that transmission of cytoplasmic characters actually exists. They are in some cases due to plastids, in others probably due to plasmagenes and to viruses. In still other cases a general quality of the cytoplasm, such as a characteristic degree of hydration of the plasmon colloids, a particular degree of viscosity or osmotic value may be transmitted purely maternally. There is no reason anymore to doubt the existence of a plasmon, if the definition

<sup>1</sup> LEHMANN, E.: Tübinger Abh. 1928. — Z. Züchtg. 1932, 157. — Jb. Bot. 1936, 657.

<sup>2</sup> MICHAELIS, P.: Z. Vererbungslehre 1938, 445. — LEHMANN, E.: Jb. Bot. 1939, 638; 1942, 69 u. 94.

<sup>3</sup> Vgl. MICHAELIS, P.: Z. Naturforsch. 1948, 202. — MARQUARDT, H.: Ber. dtsch. bot. Ges. 1952, 211 u. 214.

of the plasmon is made sufficiently broad to include all the possibilities mentioned above." Es ist zu erwarten, daß wir alsbald auch über die cytoplasmatischen Charaktere der höheren Pflanzen und damit über die Erbträger derselben als Bestandteile des Plasmons noch weitere Aufschlüsse erhalten werden, wie das bei den Einzellern schon der Fall ist (MARQUARDT 1952, 198).

5. *Basalsproßbildung*. Schon seit langem ist bekannt, daß bei mehr oder minder gestörten Biotypen und Bastarden von *E. hirsutum* häufig, besonders gegen den Herbst hin, phänotypisch normale Sprosse vom Grunde der Pflanze (Basalsprosse) ausgehen. Solche Sprosse wurden neuerdings von MICHAELIS und ROSS vornehmlich an einem stark gestörten Bastard, den sie *E. hirsutum*-, „Essen“  $\times$  *parviflorum*-, „Tübingen“ nennen, sehr eingehend untersucht. Es ergab sich, daß Basalsprosse ihr normales Verhalten in der Regel bei vegetativer wie sexueller Fortpflanzung beibehalten, daß aber auch bei ihnen wieder verschiedenerlei Abänderungen — Störungs- wie Normalisierungstypen — auftreten können, deren plasmatische Bedingtheit erwiesen wurde. Diese Verhältnisse wurden von OEHLKERS (1952, S. 239, 243) eingehend diskutiert: insonderheit wurde die Frage erörtert, ob die Bildung der Basalsprosse und ihr eigenartiges Verhalten auf den Übertritt von Pollenschlauchplasma und daraus resultierender Plasmaheterozygotie (OEHLKERS) zurückzuführen sei, oder durch den Genotypus des *hirsutum-parviflorum*-Bastardes im Verein mit bestimmten Umweltsbedingungen (MICHAELIS) ausgelöst wird. Beide Autoren führen einleuchtende Gründe für ihre Auffassung an. Ich möchte zu diesem Problem selbst keine Stellung nehmen. Es erscheint mir aber nötig, daß bei einer solch schwierigen Entscheidung alle greifbaren Grundlagen, die zur Klärung dienlich sein könnten, herangezogen werden. Das ist indessen im vorliegenden Falle nach einer wesentlichen Richtung nicht geschehen. Es wurde nämlich übersehen, daß der Bastard *hirsutum*-, „Essen“  $\times$  *parviflorum*-, „Tübingen“ materialmäßig nichts anderes war, wie der von SCHNITZLER 1933 beschriebene Bastard *hirsutum* 43  $\times$  *parviflorum*-, „Tübingen“ (vgl. unter 2 und LEHMANN und DUPPEL 1950, S. 123). Desgleichen wurde nicht davon gesprochen, daß der Biotyp *hirsutum* 43 („Essen“) noch nach 1½ Jahrzehnte langer Selbstbestäubung ohne zwischengeschaltete Kreuzung, bei Stauchung im Herbst im Prinzip die gleichen normalen Basalsprosse bildet, wie der Bastard *hirsutum* 43  $\times$  *parviflorum*-, „Tübingen“. Es würde also, jedenfalls soweit dieser *hirsutum*-Typ in Frage kommt, ein Übertritt von Pollenschlauchplasma zur Auslösung der Basalsproßbildung sicher nicht erforderlich sein, da dieser Biotyp schon von sich aus zu dieser Basalsproßbildung neigt (LEHMANN, 1941, S. 668, Abb. 33). Auf jeden Fall aber wäre es zur Klärung der Sachlage von Vorteil, wenn die Basalsprosse von *hirsutum* 43 ebenfalls einer sorgfältigen Untersuchung unterzogen würden um festzustellen, ob bei ihnen schon ähnliche Erscheinungen auftreten, wie sie bei dem Bastarde beobachtet wurden. Hinzu kommt, daß LEHMANN und DUPPEL vor kurzem über die Bildung normalisierter Basalsprosse bei zwei anderen *hirsutum*-Biotypen berichtet haben, von denen der eine, *hirsutum* 11, ebenfalls 1½ Jahrzehnte hindurch stets nur selbstbefruchtet fortgepflanzt worden war und dabei dauernd tiefgreifende Störungen neben Bildung normaler Basalsprosse aufzuweisen hatte. Es wurde der Versuch gemacht, diese Erscheinung auf Grund eingehender Untersuchungen verständlich zu machen (LEHMANN 1941, S. 669; LEHMANN und DUPPEL 1950, S. 124).



## Literatur.

CASPARI, E.: Cytoplasmic Inheritance. Adv. Genet. **2**, 2 (1948). — CORRENS, C.: Nicht-mendelnde Vererbung. In Handbuch der Vererbungswiss., Bd. II, H. 1937. — FITTING, H.: Grundzüge der Vererbungslehre. 1949. — JOLLOS, V.: Grundbegriffe der Vererbungslehre, insbesondere Mutation, Dauermodifikation. In Handbuch der Vererbungswiss., Bd. I D. 1939. — KÜHN, A.: Grundriß der allgemeinen Zoologie, 10. verb. Aufl. 1949. — LEHMANN, E.: Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. Ber. dtsh. bot. Ges. **37**, 347 (1919). — Über Kreuzungsversuche mit *Epilobium*-Arten (III). Z. Vererbungslehre **37**, 1 (1924). — Der Anteil von Kern und Plasma an den reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. Z. Züchtung, Reihe A **17**, 157 (1932). — Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. Jb. Bot. **82**, 657 (1936). — Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung *Epilobium*. Jb. Bot. **87**, 625 (1939); II. Mitt. **88**, 284 (1939). — Die Tübinger *hirsutum*-Biotypen. Jb. Bot. **89**, 637 (1941). — Das Plasmon in der Gattung *Epilobium*. A. Die Grundlagen. Jb. Bot. **89**, 687 (1941). — B. Die Analyse. Jb. Bot. **90**, 49 (1942). — Das Verhalten der Tübinger Biotypen von *Epilobium hirsutum* bei Einkreuzungen mit *E. adenocaulon*. Jb. Bot. **91**, 439 (1944). — LEHMANN, E., und W. DUPPEL: Plasmonbegriff und Störungssysteme in der Gattung *Epilobium*. Die gestörten Tübinger *hirsutum*-Biotypen  $h_{11}$  und  $h_{29}$ . Züchter **20**, 103 (1950). — LEHMANN, E., u. J. PRIOR: Die Störungserscheinungen in Kreuzungen von *Epilobium palustre* und *E. roseum*. Flora (Jena) **1953**. — LEHMANN, E., u. J. SCHWEMMLE: Genetische Untersuchungen in der Gattung *Epilobium*. Bibl. Bot. **23**, H. 95 (1927). — MARQUARDT, H.: Die Natur der Erbräger im Zytoplasma. Ber. dtsh. bot. Ges. **65**, 198 (1952). — MICHAELIS, P.: Über die Konstanz des Plasmons. Z. Vererbungslehre **74**, 435 (1938). — Über den Einfluß des Plasmons auf die Manifestation der Gene. Z. Vererbungslehre **77**, 548 (1939). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium-hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 187 (1940). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Z. Vererbungslehre **78**, 295 (1940). — Über die gleitende Veränderung des Plasmotypus. Biol. Zbl. **67**, 32 (1948). — Über parallele Modifikation, Dauermodifikation und erbliche Abänderung des Plasmons. Z. Naturforsch. **3b**, 196 (1948). — OEHLKERS, F.: Neue Überlegungen zum Problem der außerkaryotischen Vererbung. Z. Vererbungslehre **84**, 213 (1952). — PRIOR, J.: Über Kreuzungen verschiedener Biotypen von *Epilobium palustre* und *E. roseum*. Diss. Tübingen 1946. — RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswiss. Bd. II. 1929. — RENNER, O., u. W. KUPPER: Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. dtsh. bot. Ges. **39**, 201 (1921). — SCHNITZLER, OSKAR: Untersuchungen über die reziprok verschiedenen Bastarde in der Gattung *Epilobium*. Z. Vererbungslehre **63**, 305 (1933). — WÜBBELER, J.: Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung *Epilobium*. IX. Faktorielle und plasmatische Grundlagen der Entwicklungsstörungen bei Bastarden zwischen verschiedenen Biotypen von *Epilobium hirsutum* und *E. parviflorum*. Diss. Tübingen 1947 u. Biol. Zbl. **69**, 339 (1950).

Prof. Dr. ERNST LEHMANN, Tübingen, Uhlandstraße 141.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Köln.

## GENOMVERDOPPLUNG UND POLLENSCHLAUCHWACHSTUM BEI HETEROSTYLEN.

Von

KARL ESSER.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. August 1952.)

### I. Einleitung.

Die meisten di- und trimorphen Heterostylen sind selbststeril. Schon DARWIN (1877) erkannte, daß ihre Griffel nur mit Pollen aus gleich langen Antheren fruchtbar bestäubt werden können (legitime Bestäubungen). Zum Beispiel werden die Samenanlagen des Mittelgriffelers von *Lythrum* nur von den Pollen der mittleren Antheren des Lang- oder Kurzgriffelers befruchtet. Alle anderen Bestäubungsarten ergeben keinen Samenanlage (illegitime Bestäubungen). Die unterschiedlichen Griffel- und Staubblattlängen sind genetisch bedingt. Bei den Dimorphen handelt es sich um ein einfaches Allelenpaar (*Aa*) (BATESON und GREGORY 1905). *Aa* = Kurzgriffler; *aa* = Langgriffler. Die trimorphe Heterostylie ist nach EAST (1927a, b, c) und nach UBISCH (1926) durch drei Allelenpaare festgelegt. In jüngster Zeit nahmen FISHER und MATHER (1940, 1942, 1943) und FISHER und MARTIN (1947) für *Lythrum* eine tetrasome Vererbung an. Die beiden Allelenpaare *Ss* und *Mm* bestimmen den jeweiligen Blütentyp.

Die Selbststerilität der Heterostylen kommt meist dadurch zustande, daß die Pollenschläuche (PS) nach illegitimen Bestäubungen im Narbenkopf oder im Leitgewebe des Griffels gehemmt werden (STRASSBURGER 1886, an *Lythrum*). SCHOCH-BODMER (1937a, 1945) konnte für *Linum perenne*, *Lythrum salicaria* und *Fagopyrum esculentum* beweisen, daß der Mechanismus der Hemmung keine mechanischen und physikalischen Ursachen hat. Sie nimmt ein Vorhandensein von „Hemmungstoffen“ im Griffel an, die durch chemische Reaktion mit dem PS dessen Wachstum beeinflussen. Es besteht ein Zusammenhang zwischen den Heterostyliegenen und dem Pollenverhalten. Alle Pollen einer Pflanze *Aa* verhalten sich so, als ob nur das Gen *A* wirken würde. Der *Sporophyt bestimmt also das Selbststerilitätsverhalten der Heterostylen*. Pollen einer *Aa*-Pflanze wird gehemmt, wenn er auf einem Griffel zur Keimung gelangt, der ebenfalls *A* enthält.

Damit stehen die Heterostylen im Gegensatz zu den homostylen Selbststerilen, die sich nicht schon äußerlich durch unterschiedliche Griffel- und Staubblattlängen unterscheiden. Sie besitzen eine gametophytische Kontrolle der Selbststerilität. Der Erfolg einer Bestäubung hängt von der genetischen Konstitution des Pollens ab. Dieser Mechanismus ist nach EAST und MANGELSDORF (1925) bedingt durch das Sterilitätsgen *S*<sub>1</sub> mit seinen multiplen Allelen *S*<sub>2</sub>, *S*<sub>3</sub>, .... *S*<sub>n</sub>.

STOUT und CHANDLER (1941, 1942) und STRAUB (1941) fanden unabhängig voneinander, daß bei homostylen Selbststerilen durch eine Verdopplung des Genoms Selbstfertilität auftritt. Wenn ein diploides Pollenkorn zwei verschiedene *S*-Gene



besitzt, so kann deren Wirkung kompensiert („competition“, LEWIS 1947) werden, und der entstehende Pollenschlauch kann im genetisch gleichen Griffel die Samenanlagen erreichen.

Bei dem Gegensatz zwischen der sporophytischen Bestimmung der Selbststerilität bei den Heterostylen und der gametophytischen bei den Homostylen erscheint es interessant, Tetraploide von Heterostylen auf ihr Verhalten zu prüfen. In der vorliegenden Arbeit soll daher die Wirkung der Genomverdopplung auf das Selbststerilitätsverhalten der Heterostylen untersucht werden.

## II. Material und Methoden.

Als Material für unsere Untersuchungen diente *Lythrum salicaria*, Variation *vulgare* D.C. (Herkunft: Botanischer Garten Tübingen) und *Fagopyrum esculentum* (MOENCH) (Herkunft: Versuchsgut Rosenhof des MPI für Züchtungsforschung).

Tetraploide Lang- und Mittelgriffler (Abb. 1) von *Lythrum* wurden durch Behandlung mit Colchicin nach der Wattebauschmethode ausgelöst. Tetraploiden *Fagopyrum* erzeugten wir ebenfalls durch Behandlung mit Colchicin nach einer neuen Eintauchmethode (ESSER, unveröffentlicht).

Die Versuchspflanzen wurden in einem fliegendichten Treibhaus und im Freiland kultiviert. Vor jeder Bestäubung, die nur am frühen Morgen vorgenommen wurde, entfernten wir jeder Blüte die Antheren. Zu den Bestäubungen wurde immer ein Gemisch von gleichartigem Pollen verwendet.

Zur Darstellung der PS im Griffelgewebe wurde die Jod-Chloral-

hydrat-Methode (JOST 1907, RENNER 1919, SCHOCH-BODMER 1930, 1934<sup>1</sup>) und die von HUBER und SCHOCH-BODMER (1944) modifizierte Azanfärbung nach HEIDENHAIN benutzt.

Pollenkeimungen der *Lythrum*-Pollen in vitro wurden nach BODMER (1927) bei 25–27° C ausgeführt. Zur Bestimmung des Prozentsatzes der gekeimten Pollen (nach 24 Std) wurden je Versuch 100 Pollen ausgezählt. Als gekeimt gilt nur der Pollen, dessen Schlauch mindestens die zwei- bis dreifache Länge des Pollendurchmessers besitzt. Je nach Art des Versuches wurden dem Agar 0,01% Borsäure oder Pollen- bzw. Narbenextrakte (nach MOEWUS 1950a) zugesetzt. Als flüssiges Substrat der Pollenkeimung diente eine 25%ige Rohrzuckerlösung, der ebenfalls je nach Art des Versuches andere Stoffe zugegeben wurden. Die Lösung brachten wir in Hohlsliffobjektträger oder Quarzschälchen von 1 cm Durchmesser.

Pollen-Borsäuresuspensionen zu Bestäubungen stellten wir nach MOEWUS (1950a) her.

Abschnittene Griffel wurden nach STRAUB (1946) kultiviert, um ein Auswachsen der PS zu beobachten.



Abb. 1. Blüten von diploidem und tetraploidem *Lythrum salicaria*. Je drei Kelch-, Blüten- und Staubblätter sind entfernt worden. Von rechts oben nach rechts unten: diploider Lang-, Mittel- und Kurzgriffler. Von links oben nach links unten: tetraploider Lang- und Mittelgriffler, semihomomorpher Mittelgriffler. (Vergr. 1,5 ×)

<sup>1</sup> Ich danke Frau Dr. H. SCHOCH-BODMER für die Mitteilung der genauen Daten dieser Methode.

Griffel, die wir mit den Fruchtknoten aus den Blüten präparierten, wurden in einer Feuchtkammer gehalten. Nach Fremdstungen und Selbstungen erzielten wir eine Übereinstimmung in den Wachstumswerten von solchen isolierten Griffeln und solchen, die an den Pflanzen verblieben waren. Ebenfalls in einer Feuchtkammer wurden Griffel kultiviert, an denen Griffelpfropfungen, Bestäubungen auf den Griffelstumpf (nach ZOLLIKOFER 1932) oder ein Einschleiben von Pollen in das Leitgewebe nach Durchstoßen des Mantelgewebes (nach STRAUB 1946) erfolgte.

Die mittleren Fehler berechneten wir nach der Formel von GAUSS (nach GEBELEIN 1943). In allen Tabellen werden die Längenwerte in  $\mu$  mit dreifachem mittleren Fehler angegeben. Unter der „Schwankung“ verstehen wir den größten und kleinsten gemessenen Wert einer Versuchsreihe. Im Text und in den Tabellen werden oft die Staubblätter bzw. die in ihnen enthaltenen Pollen mit den kleinen Buchstaben l, m oder k je nach ihrer Länge bzw. Herkunft bezeichnet. Für die Griffel und die durch sie bestimmten Blütentypen werden die großen Buchstaben L, M oder K verwendet. So schreiben wir z. B. für den Pollen aus den mittleren Antheren des Langgriffiers „mL“ oder für den diploiden Mittelgriffler „2n M“. Für PS legitimer Bestäubungen gebrauchen wir der Einfachheit halber den Ausdruck „Fremdschläuche“ und für die PS illegitimer Bestäubungen den Ausdruck „Selbstschläuche“ (nach STRAUB 1947).

Die photographischen Aufnahmen wurden ausgeführt mit dem Universalgerät *Traut-Simplex* (Firma Traut, München), Optik Elmar 1:4,5 (Leitz).

Die Untersuchungen wurden durchgeführt von Januar 1950 bis Oktober 1951 im Botanischen Institut der Universität Köln. Sollte der Leser wünschen, sich über Einzelheiten der Methoden und Experimente, die eines besseren Überblickes wegen teilweise summarisch beschrieben werden, zu informieren, so bitte ich sich an die oben gegebene Anschrift zu wenden.

### III. Experimente über das Verhalten der Pollenschläuche bei di- und tetraploidem *Lythrum salicaria* und *Fagopyrum esculentum*.

#### 1. Untersuchungen an *Lythrum salicaria*.

Wie bei den anderen Heterostylen (BRIEGER 1930, S. 209ff.) gibt es auch bei *Lythrum* Individuen, die eine mehr oder weniger große Selbstfertilität zeigen (SCHOCH-BODMER 1937b). Um diese zu erfassen, wurde in jedem Jahr jede Versuchspflanze mit den beiden eigenen Pollenarten und den Pollenarten der beiden anderen Formen (also insgesamt mit 6 verschiedenen Pollen), bestäubt. Es ergab sich eine Kapselbildung von 1—2% nach illegitimen Bestäubungen. Die Samenzahl betrug dabei 10—20, während nach legitimen Bestäubungen 40—80 Samen je Kapsel erhalten wurden. Die legitimen Bestäubungen waren zu 95—100% erfolgreich. Die Selbstfertilität unserer *Lythrum*-Pflanzen ist also sehr gering. Sie braucht in den Versuchen nicht berücksichtigt zu werden.

#### A. Versuche an diploidem *Lythrum*.

a) *Das Pollenschlauchwachstum nach legitimen und illegitimen Bestäubungen.* Lang-, Mittel- und Kurzgriffler wurden jeweils mit den 6 möglichen Pollenarten bestäubt. Die Mittelwerte der PS-Längen zeigt Tabelle 1. In dieser Tabelle geben wir außerdem die Mittelwerte der zugehörigen Griffellängen an.

Diese Versuche zeigen nun folgendes: Nach legitimen Bestäubungen wachsen die Fremdschläuche durch Narbe und Griffel in den Fruchtknoten. Das Eindringen in die Samenanlagen konnte beobachtet werden. Nach illegitimen Bestäubungen werden die Selbstschläuche an einer je nach Art der Verbindung charakteristischen Stelle im Griffel gestoppt. Die Schläuche der Pollen von Antheren gleicher Höhe aus verschiedenen Individuen verhalten sich in gleich-



Tabelle 1. Griffellängen und Pollenschlauchwachstum von diploidem und tetraploidem *Lythrum salicaria*.

Für jeden Griffellängenwert wurden etwa 100 und für jeden Pollenschlauchlängenwert 10—20 Einzelmessungen durchgeführt. „durch“ bedeutet in dieser und den folgenden Tabellen: Die Masse der Pollenschläuche ist in den Fruchtknoten gewachsen.

Griffelart. . . . .	2n L	2n M	2n K	4n L	4n M
Griffellänge. . . . .	8919±146	5098±50	1713±37	9553±228	6240±194
Schwankung . . . .	8230—10470	4120—5930	1340—1900	6750—10950	4100—7420
haploide Pollen	mL 4909±480	durch	854±41	6609±1074	4834±959
	kL 2887±553	758±117	durch	3316±573	888±121
	lM durch	1875±370	820±59	8153±953	1850±339
	kM 2615±417	743±75	durch	3355±232	795±120
	lK durch	1714±347	841±43	8570±736	2210±640
	mK 5079±554	durch	804±38	5542±989	5047±898
diploide Pollen	mL 8105±760	durch	867±59	5323±1103	durch
	kL 3920±579	1073±1216	durch	3419±696	1013±200
	lM durch	1834±1630	817±39	durch	1891±524
	kM 3815±647	1951±2183	durch	3212±463	885±159

artigen Griffeln gleich. Zum Beispiel der mL- und der mK-Pollen wachsen jeweils im L, M oder K gleich weit. Wir werden also bei den folgenden Experimenten nicht mehr zwischen lM- und lK-Pollen, zwischen mL- und mK-Pollen oder zwischen kL- und kM-Pollen zu unterscheiden brauchen, sondern wir können l-, m- und k-Pollen unabhängig von ihrer Herkunft verwenden. Nach illegitimen Bestäubungen des L wachsen die m- und k-Schläuche verschieden weit. Die ersteren werden nach 5 mm in der zweiten Griffelhälfte und die letzteren nach 2,5—3 mm in der ersten Griffelhälfte gestoppt. Im Mittelgriffel ist ebenfalls ein unterschiedliches Wachstum der beiden Selbstschlaucharten zu beobachten. Die l-Schläuche werden im Griffel nach etwa 1,8 mm, die k-Schläuche aber schon am unteren Ende des Narbenkopfes nach 0,8 mm aufgehalten. Im Kurzgriffel, der kein einheitliches Leitgewebe, sondern vier oder mehr Leitgewebestränge enthält (SCHOCH-BODMER 1945), werden die Selbstschläuche alle an der Stelle gehemmt, wo die Leitgewebestränge unterhalb des Narbenkopfes beginnen. Bei einem Vergleich der von uns erhaltenen Wachstumswerte mit denen, die SCHOCH-BODMER (1945) angibt, bemerken wir eine Übereinstimmung im Verhalten aller Fremdschläuche und der Selbstschläuche im Kurzgriffel. Im Langgriffel wachsen die m-Schläuche nach unseren Versuchen 5 mm, nach SCHOCH-BODMER 6 mm. Dies ist nur ein gradueller Unterschied. Prinzipiell anders verhalten sich aber die Selbstschläuche im M. Während nach SCHOCH-BODMERs Angaben die kL-Schläuche 0,8—1,4 mm wachsen und die lK-Schläuche schon dicht unter der Narbe gehemmt werden, wächst nach unseren Beobachtungen der l-Schlauch rund 1 mm weiter als der k-Schlauch. Wir haben also im Mittelgriffel in Analogie zum Langgriffel eine Differenz im Verhalten der beiden illegitimen Pollenarten, und zwar wächst der an Volumen größere Pollen (l) stets weiter als der kleinere (k) Pollen. Zu bemerken wäre noch, daß die k-Selbstschläuche im L 4—5mal weiter wachsen als im M.

Nachdem die Endwerte des PS-Wachstums ermittelt waren, wurde der zeitliche Ablauf dieser Wachstumsvorgänge festgestellt. Zu diesem Zwecke fixierten wir nach legitimen Bestäubungen in einem Zeitabstand von je 2 Std meist

10 Griffel. Nach illegitimen Bestäubungen wurde in einem Zeitabstand von 4 Std fixiert. Die erhaltenen Wachstumswerte sind in Abb. 2 graphisch dargestellt. Aus der Abbildung können wir ersehen: Die Fremdschläuche durchwachsen den Langgriffel in 10 Std, den Mittelgriffel in etwa 9 Std und den Kurzgriffel in 6 Std. Diese Endwerte stimmen mit den von SCHOCH-BODMER

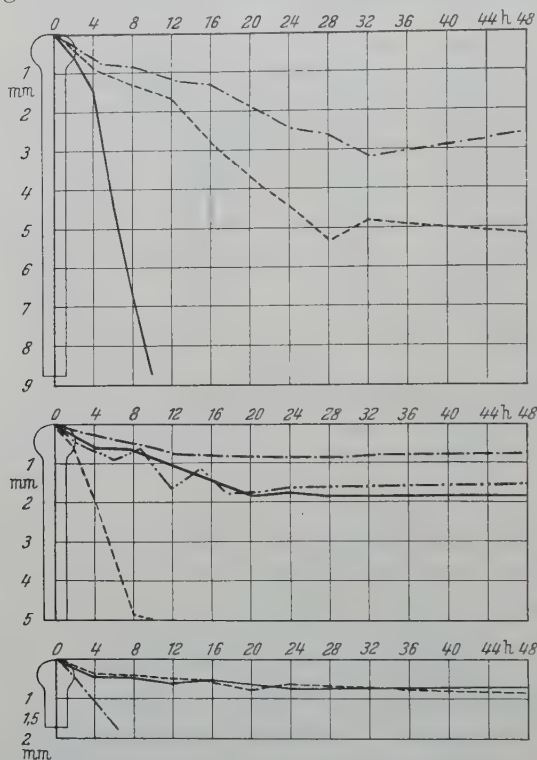


Abb. 2. Zeitlicher Verlauf des Pollenschlauchwachstums im Lang-, Mittel- und Kurzgriffel von diploidem *Lythrum salicaria*. Auf der Abszisse ist die Zeit in Stunden und auf der Ordinate in den Griffelschemen die Griffellänge in Millimeter aufgetragen. Der Wachstumsverlauf der PS ist folgendermaßen bezeichnet: — l-Pollen, --- m-Pollen — k-Pollen und — l-Pollen, die in Borsäure suspendiert waren.

gegebenen Werten von Einzelmessungen überein. In allen drei Griffelarten wuchsen in der ersten Zeit nach der Bestäubung die Selbst- und Fremdschläuche mit fast gleicher Geschwindigkeit. Einige Stunden nach der Bestäubung verlangsamten die Selbstschläuche ihre Wachstumsgeschwindigkeit und erreichten mit verhältnismäßig geringem Zuwachs nach 12 bis 24 Std ihre spezifischen Endwerte.

Über das Pollenschlauchwachstum bei *Lythrum* können wir zusammenfassend sagen: Auf den Narben keimen legitime und illegitime Pollen in gleicher Weise. Die Fremdschläuche erreichen den Fruchtknoten. Die Selbstschläuche werden in charakteristischen Griffelregionen gestoppt. Dabei wachsen im Lang- und Mittelgriffel die Selbstschläuche der an Volumen größeren Pollen weiter als die der kleineren. Im Kurzgriffel werden die l- und m-Selbstschläuche nach gleicher Wuchslänge gehemmt.

b) Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach Bestäubungen in Gegenwart von Borsäure. Für die dimorph heterostyle *Forsythia intermedia* nahm MOEWUS (1950 a, b, c) an, daß die Selbststerilität bedingt ist durch polleneigene Keimungshemmstoffe. Die betreffenden Flavonolglykoside sollen nur von den legitimen Narben durch spezifische Fermente gespalten werden und so den Pollen eine Keimung ermöglichen. Die gesamte Selbststerilitätsreaktion soll sich in diesem Falle also auf der Narbe abspielen. Ein solcher Keimungshemmstoff kann im *Lythrum*-Pollen nicht vorhanden sein, denn alle Pollen keimen auf jeder Narbe. Man kann, wenn man die *Lythrum*-Verhältnisse nach der „Fermenthypothese“ von MOEWUS deuten wollte, einen im Pollenkorn vorhandenen Hemmstoff annehmen, der zwar die Keimung ermöglicht, aber das spätere Pollenschlauchwachstum beeinflusst. Nach Inaktivierung dieses Hemmstoffes würden die PS



durchwachsen, im anderen Fall würden sie ihr Wachstum einstellen. Nach MOEWUS soll Borsäure bei *Forsythia* die polleneigenen Hemmstoffe (Flavonoglykoside) durch Bildung einer inaktiven Komplexverbindung unwirksam machen.

Auch *Lythrum*-Pollen enthalten Flavonfarbstoffe (BODMER 1927), und zwar sind diese in der Exine lokalisiert. Die Borsäure kann also in einer Suspension (in 0,01%iger Lösung) auf diese gelben Farbstoffe einwirken. Nach legitimen Bestäubungen mit „Borsäurepollen“ war ein Ansatz von 90—100% zu verzeichnen, aber die Samenzahl je Kapsel war sehr gering (10—40). Nach illegitimen Bestäubungen ergaben der L und M einen Ansatz von 2,7%. Der K setzte nicht an. Dieser im normalen Rahmen bleibende Ansatz zeigt, daß *Borsäure die Selbststerilität bei Lythrum nicht aufhebt*.

Das Pollenschlauchwachstum nach Bestäubungen mit „Borsäurepollen“ war bei Fremd- und Selbstschläuchen unverändert. Die erhaltenen Werte stimmten mit denen nach normalen Bestäubungen überein. Alle Fremdschläuche wuchsen durch den Griffel. Im Langgriffel erreichten die Selbstschläuche 5,1 bzw. 3,1 mm, im Mittelgriffel 1,5 bzw. 0,8 mm und im Kurzgriffel 0,8 mm (vgl. mit Tabelle 1). Der zeitliche Verlauf des Wachstums der „Borsäureschläuche“ wurde nach Selbstung eines Mittelgriffelers mit I-Pollen untersucht. Wie Abb. 2 zeigt, ist auch hier eine Übereinstimmung mit dem Verhalten unbehandelter Pollen vorhanden.

*Borsäure ist also bei Lythrum ohne jeden Einfluß auf das Pollenschlauchwachstum in vivo.* Die Flavonole, die sich nach TAUBÖCK (1942) mit Borsäure verbinden können, scheinen uns keine Hemmstoffe des PS-Wachstums zu sein. Es besteht aber die Möglichkeit, daß außer den Flavonolen vielleicht andere Stoffe als Hemmstoffe fungieren. Bevor weitere Versuche zur Klärung dieses Problems beschrieben werden, soll zuerst auf die Wirkung der Borsäure beim PS-Wachstum in vitro eingegangen werden.

c) *Das Schlauchwachstum bei Verwendung von reifen Pollen, unreifen Pollen und unreifen Narben.* Nach MOEWUS (1950a) enthalten unreife *Forsythia*-Pollen keine Keimungshemmstoffe. Sie sollen ohne weiteres in Rohrzuckerlösung keimen. Die Keimung reifer Pollen soll aber nur in Gegenwart von Borsäure möglich sein, weil diese die Keimungshemmstoffe inaktiviert (s. voriges Kapitel).

Eine Keimung von reifen *Lythrum*-Pollen gelang in den verschiedensten Keimungsmedien (Tabelle 2). Ein optimaler osmotischer Wert war durch eine 25%ige Rohrzuckerlösung gegeben (BODMER 1927). Nach unseren Versuchen *keimt reifer Pollen auch ohne Borsäurezusatz in Rohrzuckerlösung, ja sogar in reinem Agar*.

Tabelle 2. Prozentsatz der Keimung von *Lythrum*pollen in verschiedenen Keimungsmedien. Jeder Einzelwert basiert auf 5—10 Versuchen. RZ bedeutet: Rohrzucker.

	25 % R.Z.	25 % R.Z. + 0,01 % Borsäure	1 % Agar	25 % R.Z. + 1 % Agar	25 % R.Z. + 1 % Agar + 0,1 % Borsäure
IM	7 ± 6,1	76,4 ± 25,7	13,2 ± 8,4	49 ± 14,2	89,2 ± 27,2
IK	9,8 ± 5,4	82,5 ± 7,8	15,7 ± 9,2	37,4 ± 17,6	87,4 ± 39,1
mL	13,3 ± 9,8	70,1 ± 23,4	12,6 ± 6,5	45,1 ± 21,3	65,4 ± 41,3
mK	15,1 ± 10,7	76,9 ± 11,4	9,9 ± 2,6	67,6 ± 31,2	71,2 ± 33,9
kL	5,9 ± 4,3	71,9 ± 14,1	7,2 ± 4,6	51 ± 11,2	81 ± 12,7
kM	11,3 ± 4,5	79,7 ± 32,6	11,8 ± 7,7	74 ± 19,9	86,3 ± 7,7

Die Borsäure scheint lediglich ein Platzen der PS zu verhindern, denn in Rohrzuckerlösung keimt ein Teil der Pollen, aber die meisten platzen bald nach der Keimung, so daß wir bei Messungen nur eine geringe Zahl PS feststellen können. Ein Platzen der PS wird auch in etwa durch eine größere Viskosität des Keimungsmediums verhindert (bessere Keimung in Rohrzuckeragar). In reinem Agar platzen die PS, weil keine optimalen osmotischen Bedingungen vorliegen.

In 138 Einzelversuchen *keimten in keinem Falle die unreifen Pollen*. Die Zuckerkonzentration wurde von 5—50% variiert. Ebenso trat bei Zusatz von 0,01% Borsäure keine Keimung auf.

Ein Zusatz von Narben-Griffel- oder Pollenextrakt zeigte weder eine Veränderung im Prozentsatz der Keimung noch eine Förderung oder Hemmung des PS-Wachstums. In 148 Einzelversuchen zeigte sich bei den reifen Pollen keine andere Keimung als in den Kontrollen. Eine Reproduktion, der bei selbststerilen Pflanzen vorhandenen Wachstumsunterschiede der Pollen in vivo, ist in vitro durch Zusatz von Narben-Griffelgewebe nicht möglich. Diese Ergebnisse stehen in Übereinstimmung mit denen, die STRAUB (1946) bei *Petunia* fand.

Untersuchungen an homostylen Selbststerilen hatten ergeben, daß die Hemmung der PS in unreifen Narben und Griffeln sehr geschwächt ist (EAST und MANGELSDORF 1925, 1927, EAST 1934, EYSTER 1941). An heterostylen Selbststerilen wurde diese „Knospenseudofertilität“ noch nicht beschrieben. An unseren Pflanzen ergaben legitime Bestäubungen einen Samenanatz von 40 bis 70%. Der Langgriffler setzte nach Bestäubung mit m-Pollen 27% und mit k-Pollen 12% an. Die illegitimen Bestäubungen des Mittelgrifflers führten zu einer Kapselbildung von 18% (l-Pollen) und 4% (k-Pollen). Der Kurzgriffler bildete nur eine Kapsel nach 35 Bestäubungen (2,8%). Alle Kapseln enthielten nur 20—30 Samen. Bei Griffelpräparationen fanden wir dort, wo die Griffelbasis erreicht wurde, stets etwa 50 Schläuche. Die geringe Samenzahl scheint demnach daran zu liegen, daß die Samenanlagen noch nicht alle funktionsfähig sind. *Bei dem heterostylen Lythrum ist also auch eine erfolgreiche Knospenselbstung möglich.*

Zur Feststellung des PS-Wachstums wurden am L und M Knospen in den verschiedensten Entwicklungsstadien legitim und illegitim bestäubt (Tabelle 3). Aus der Tabelle sehen wir, daß erst ab einer gewissen Griffelgröße die legitimen und illegitimen Pollen auf der Narbe keimen können. Wenn die Griffel etwa die Hälfte ihrer Endgröße erreicht haben, vermögen Selbst- und Fremdschläuche bis zu den Samenanlagen durchzuwachsen. Dabei legen die illegitimen Schläuche teilweise eine größere Entfernung im unreifen Griffel zurück als im reifen (z. B. im M 4 mm statt 1,8 mm). In diesen Fällen tritt also die sonst bei Selbstschläuchen übliche Hemmung nicht nach der spezifischen Schlauchlänge auf. Ist die Knospe bereits reifer, d. h. ihr Griffel größer, dann wachsen alle Fremdschläuche durch und die Selbstschläuche werden wie üblich gehemmt. *Eine erfolgreiche illegitime Knospenbestäubung ist also nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Griffels möglich.* Der sehr junge Griffel ist nicht in der Lage, die Keimung von Pollen zu ermöglichen. Nach weiterer Griffelentwicklung kann der Pollen keimen. Die Schläuche können ins Leitgewebe durchwachsen. In diesem Entwicklungsstadium des Griffels kann von seiten des Leitgewebes kein entscheidender Einfluß auf die Selbstschläuche ausgeübt werden.

Tabelle 3. *Pollenschlauchlängen (PS.L.) nach illegitimer ( $L \times m$ ,  $M \times l$ ) und legitimer ( $L \times l$ ,  $M \times m$ ) Bestäubung von unreifen Lang- und Mittelgriffeln verschiedener Länge (G.L.).*

Es bedeutet: 0 keine Keimung der Pollen auf den Narben, d Pollenschläuche haben die Griffelbasis erreicht.

$L \times m$		$L \times l$		$M \times l$		$M \times m$	
G.L.	PS.L.	G.L.	PS.L.	G.L.	PS.L.	G.L.	PS.L.
8510	5100	8110	d	5270	2810	5270	d
8480	3470	7950	d	5100	3200	5170	d
8470	1850	7900	d	4930	3170	5060	d
8430	4590	6310	d	4750	2040	4930	d
8100	4080	6300	d	4720	1870	4700	d
7950	3910	6290	d	4510	2550	4570	3070
7200	3400	6160	d	4770	1700	4510	d
6900	4150	5780	1800	4380	d	4320	4040
6860	4700	5610	d	4300	3000	4300	d
6200	3910	5610	4700	4270	d	4270	d
6200	2170	5440	d	4120	2580	4220	d
6110	d	5270	4830	4030	d	4150	2500
5910	5640	5100	3400	3980	170	4100	1900
5800	d	5050	d	3920	0	4050	200
5230	d	4780	3580	3710	200	3810	0
5110	d	4760	3930	3650	0	3780	0
5100	3910	3800	0	3510	0	3500	0
5000	4570	3400	0			3500	0
4970	1020	3400	0			3470	0
4810	1480	3100	0			3120	0
4800	3100	2980	0				
4700	970						
4270	1030						
3400	50						
2500	0						
2340	0						
1700	0						

Die Tatsache, daß Selbstschläuche im unreifen Griffel weiter wachsen als im reifen, spricht gegen die Annahme eines polleneigenen Hemmstoffes. Es ist nicht einzusehen, warum im unreifen Griffel der polleneigene Hemmstoff das Schlauchwachstum weniger beeinflussen sollte als im reifen Griffel. Wir müssen nach diesen Versuchsergebnissen vielmehr einen Einfluß des Leitgewebes auf die PS vermuten. Eine Immunitätsreaktion, wie sie bei den Homostylen angenommen wird (EAST 1929), dürfte auch die Grundlage der Schlauchhemmung bei den Heterostylen bilden. Der Antikörper kann im Griffel erst gebildet werden, wenn die Blüte kurz vor der Anthese steht.

Leider ist es auf Grund des anatomischen Baus der *Lythrum*-Griffel nicht möglich, mit den an anderen Objekten erprobten Methoden zur Analyse des PS-Wachstums am Blutweiderich zu arbeiten. In den Griffeln von *Lythrum* sind im Leitgewebe keine Interzellularen vorhanden. Die Pollenschläuche wachsen in den kollenchymatischen Wandverdickungen der Leitgewebezellen und lösen diese auf (SCHOCH-BODMER 1945). So sind z. B. Griffelpfropfungen nicht möglich, denn die Pollenschläuche können nicht vom Reis zur Unterlage durchwachsen. Auch der Abschneideversuch<sup>1</sup> und Bestäubungen auf den Griffelstumpf lassen

<sup>1</sup> Wie Frau Dr. H. SCHOCH-BODMER mir mitteilte, konnte sie bei Verwendung einer ähnlichen Methodik auch nur sehr selten ein Auswachsen der PS beobachten (s. auch SCHOCH-BODMER 1932).



sich aus diesem Grunde nicht durchführen. Seitlich in das Leitgewebe eingeschobener Pollen keimt zwar, wächst aber nicht in die kollenchymatischen Wandverdickungen ein. Es kann daher auf Grund der Versuche an diploiden Pflanzen weiter nichts über die physiologische Grundlage der Hemmung der Selbstschläuche ausgesagt werden. Dagegen sollen uns Beobachtungen an tetraploidem *Lythrum* weiter helfen.

### B. Versuche an tetraploidem *Lythrum*.

a) *Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach legitimen und illegitimen Bestäubungen an tetraploiden Lythrumpflanzen.* Der tetraploide Langgriffler (L 800) zeigte nach legitimer Bestäubung 88% Ansatz, der tetraploide Mittelgriffler (M 810) 100%. Nach 35 illegitimen Bestäubungen des Langgrifflers wurde in keinem Falle eine Kapsel erhalten. Nach 57 Bestäubungen des Mittelgrifflers wurde eine Kapsel erhalten. Die beiden Versuchspflanzen sind also selbststeril und kreuzungsfertil. Nach einem Test von 13 anderen Tetraploiden wurde keine auch nur annähernd selbstfertile Pflanze gefunden. Eine Kreuzungsfertilität war stets vorhanden. *Durch eine Genomverdopplung tritt also bei Lang- und Mittelgrifflern von Lythrum keine Selbstfertilität auf.*

Die Samenzahl war bei allen untersuchten Tetraploiden nach legitimen Bestäubungen immer etwa um ein Drittel geringer als bei den diploiden Pflanzen (etwa 40 je Kapsel). Diese Reduktion der Samenzahl wurde bisher stets an experimentell ausgelösten Tetraploiden beobachtet (LEVAN 1945, SCHWANITZ 1949, STRAUB 1950). Durch Störungen bei der Verteilung der homologen Chromosomen während der Meiosis entstehen oft letale Pollen und Eizellen. So ist auch das Ausbleiben der Kapselbildung am Langgriffler nach einigen legitimen Bestäubungen zu erklären.

Zu den PS-Längen werden in Tabelle 1 auch die Griffellängen der 4n-Pflanzen angegeben. Der 4n L ist 0,5 mm länger als der 2n L und der 4n M 1 mm länger als der 2n M. Nach legitimen Bestäubungen wachsen die PS stets durch den Griffel. Nach illegitimen Bestäubungen wachsen im tetraploiden Griffel die diploiden Schläuche etwas weiter als die entsprechenden haploiden im diploiden Griffel. Die Wachstumswerte lassen sich aber nicht gegeneinander statistisch sichern. Abgesehen von einer geringen Verschiedenheit in den Griffellängen verhalten sich 2n und 4n *Lythrum*pflanzen hinsichtlich ihrer Selbststerilität und ihres Pollenschlauchwachstums gleich.

b) *Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach Bestäubungen von diploiden Pflanzen mit dem Pollen tetraploider Pflanzen.* Legitime Bestäubungen (z. B.  $2nM \times 4n mL$ ) brachten beim L, M und K einen 90, 100 bzw. 60%igen Samenansatz. Nach illegitimen Bestäubungen (z. B.  $2nM \times 4n lM$ ) wurde beim 2n L und beim 2n M die Selbststerilität in einigen Fällen durchbrochen. Im ersten Falle wurden nach 40 Bestäubungen 11 Kapseln und im zweiten Falle nach 47 Bestäubungen 13 Kapseln erhalten. Der 2n K blieb völlig unfruchtbar nach illegitimen Bestäubungen. In den illegitim gebildeten Kapseln des 2n L und 2n M waren nur 10—20 keimfähige Samen. Der Grund ist wohl in Störungen während der Embryoentwicklung zu suchen.

Wie Tabelle 1 zeigt, wachsen die legitimen Schläuche in allen Fällen durch. Im L wachsen die illegitimen 2n PS stets weiter als die entsprechenden haploiden PS; m- und k-Pollen wachsen teilweise bis in den Fruchtknoten. Auch im M erreichen einige 2n l- und k-Pollen die Griffelbasis. Im Kurzgriffel dagegen

werden alle illegitimen diploiden Schläuche in gleicher Weise gestoppt wie die haploiden. Nach normalen Bestäubungen von diploiden und tetraploiden Pflanzen mit ihren eigenen Pollen erfolgt die Hemmung der Selbstschläuche immer in einem bestimmten Griffelbereich. Aber *die diploiden Selbstschläuche werden im diploiden Griffel sehr unterschiedlich gestoppt* (s. außergewöhnlich hohen mittleren Fehler).

Wie ist es nun zu erklären, daß diploide Schläuche im diploiden Leitgewebe weiter wachsen als haploide Schläuche?

1. Nehmen wir an, daß bei der Immunitätsreaktion im Griffel ein Hemmstoff gebildet wird. Es besteht dann die Möglichkeit, daß der durch das Antigen der diploiden Pollenschläuche im diploiden Leitgewebe gebildete Hemmstoff nicht in allen Fällen ausreicht, das Wachstum der „stärkeren“ diploiden Schläuche zu hemmen.

2. Nehmen wir jedoch an, daß bei der Immunitätsreaktion ein Wachstumsstoff verbraucht wird, so besteht die Möglichkeit, daß durch die Volumvergrößerung des Pollenkorns der mit dem Antigen identische Wachstumsstoff im Pollen in größerer Menge vorhanden ist. Nach illegitimen Bestäubungen dauert die Immunisierung dieser größeren Stoffmenge länger als bei den haploiden Schläuchen. Die  $2n$  PS erreichen eine größere Länge.

Eine Entscheidung zwischen den beiden Annahmen ist nach den bisherigen Experimenten noch nicht möglich.

c) *Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach Bestäubungen von tetraploiden Pflanzen mit dem Pollen diploider Pflanzen.* Legitime Bestäubungen zeigten nur 30—50% Ansatz. Ein Ansatz nach illegitimen Bestäubungen erfolgte nicht.

Aus Tabelle 1 ersehen wir, daß der geringe Ansatz nach legitimen Bestäubungen auf der Hemmung eines Teiles der legitimen PS beruht. Diese Hemmung erfolgt kurz über der Griffelbasis. Der  $4n$  L wird bis zu 90% und der  $4n$  M bis zu 80% durchwachsen. Die illegitimen haploiden PS werden im tetraploiden Leitgewebe in den gleichen Bereichen gehemmt wie im diploiden.

*Die legitimen Kreuzungen  $4n \times 2n$  zeigen eine Hemmung legitimer, haploider Schläuche.* Dies spricht für die Annahme eines polleneigenen Wachstumsstoffes = PS-Stoff (s. Annahme 2 voriges Kapitel), der bei den legitimen PS langsamer und bei den illegitimen schneller verbraucht wird. Man kann vermuten, daß der haploide Pollen infolge seines geringeren Inhaltes weniger PS-Stoff besitzt als der diploide. Diese geringere Stoffmenge reicht im  $4n$ -Griffel nicht aus, um allen PS ein Durchwachsen zu ermöglichen. Der PS-Stoff der meisten legitimen Schläuche scheint verbraucht zu sein, ehe sie zur Griffelbasis gelangt sind.

d) *Das Selbststerilitätsverhalten von tetraploiden semihomomorphen Mittelgrifflern.* Schon STOUT (1925) fand bei *Lythrum salicaria* eine sogenannte semihomomorphe Form, bei der die Griffel und die langen Antheren auf der gleichen Höhe standen. Die Länge der beiden Blütenorgane lag ungefähr zwischen der Länge der langen und mittleren Sexualorgane. Die kurzen Antheren waren normal inseriert. Auf Grund von Pollenfärbung und Narbenpapillengröße nahm er an, daß es ein mutierter Langgriffler war. Weitere Untersuchungen wurden nicht beschrieben.

Unter unseren Tetraploiden wurde im Sommer 1950 eine semihomomorphe (sh) Pflanze festgestellt (s. Abb. 1). Ohne weiteres war nicht zu entscheiden, ob es

sich um einen Lang- oder Mittelgriffler handelte. Makroskopische Beobachtungen ließen uns das Letztere vermuten, denn die Staubgefäße waren in einigen Blüten deutlich länger als die Griffel. Außerdem waren die Staubbeutel dunkelgrün gefärbt, wie es sonst nur die der langen Staubblätter sind. Die kurzen Antheren waren normal ausgebildet. Untersuchungen der Pollengrößen und Bestäubungsversuche bestätigten, daß es ein sh-Mittelgriffler war. Nach einer Aussaat im nächsten Jahr erhielten wir neben Lang- und Mittelgrifflern die beiden sh-Pflanzen M 838a und M 829a, an denen die weiteren Untersuchungen durchgeführt wurden. Auch bei diesen Pflanzen stimmten die Pollenvolumina mit denen der Pollen von normalen tetraploiden Mittelgriffnern überein.

Zur weiteren Charakterisierung der sh-Formen stellten wir die Längen der Staubblätter und Griffel fest und berechneten die Längenverhältnisse der

Tabelle 4. *Pollenschlauchwachstum nach Bestäubungen zwischen tetraploiden normalen und semihomomorphen (sh) Lythrumpflanzen.*

Jeder Wert beruht auf 15—20 Einzelmessungen.

		4n M (sh)	4n L	4n M
Pollen	{	1	durch	2001 ± 267
		m		
		k		
		1 (sh)	3310 ± 521	
		k (sh)		

folgende Werte: 2n L 3:2,1:1, 2n M 2,9:1,9:1, 2n K 2,9:2:1, 4n L 2,9:1,9:1, 4n M 3:2,1:1 und 4n sh-M 2,5:2,4:1. Die Längenverhältnisse der tetraploiden Lang- und Mittelgriffler entsprechen also ungefähr den Verhältnissen bei diploiden Pflanzen. Beim sh-Mittelgriffler ist die Staubblattlänge verkürzt und die Griffellänge vergrößert worden.

Wie schon oben angedeutet, ist durch die gleiche Länge von Blütenorganen in unserem Fall keine Selbstfertilität gegeben. Dies erkannten wir nach Durchführung der möglichen Bestäubungskombinationen. Der sh-M verhielt sich in bezug auf erfolgreiche Bestäubungen wie ein normaler Mittelgriffler. Er war mit jedem m-Pollen erfolgreich zu bestäuben, aber nur mit diesem. Seine l-Pollen befruchteten die Samenanlagen des 4n L.

Eine Feststellung des PS-Wachstums (Tabelle 4) ergibt: Im sh-M wachsen die PS legitimer und illegitimer Bestäubungen genau so wie im normalen 4n M. Die Schläuche von Pollen der sh-Form verhalten sich im 4n L und 4n M wie die PS normaler Tetraploider.

Da bei der sh-Form die gleiche Länge von Sexualorganen keine Selbstfertilität hervorruft, können wir uns mit BRIEGER (1930, S. 224) und LAIBACH (1925, 1928, 1929) gegen die sogenannte Niveautheorie DARWINs wenden. Diese Auffassung, die in neuerer Zeit von ERNST (1924, 1925, 1928a, b) und von UBISCH (1925) gestützt wurde, besagt: Der Grad der Selbstfertilität nach illegitimen Bestäubungen heterostyler Pflanzen wächst mit abnehmendem Größenunterschied zwischen Narben und Antheren. Wie unsere Versuche zeigten, ist nicht die Organlänge entscheidend für den Erfolg einer Bestäubung, sondern die Zugehörigkeit von Stempel und Staubbeutel zu einer bestimmten Blütenform.

Blütenorgane. Bei diploidem *Lythrum* sind diese 3:2:1; berechnet auf „gleiches unteres Niveau, und zwar auf Filamentbasis“ (BODMER 1927, S. 313). Bei unseren Pflanzen erhielten wir nach Messung von 105 Blüten von verschiedenen Stauden



Wir können noch nicht sagen, wie bei tetraploidem *Lythrum* das Auftreten von sh-Formen zu erklären ist. Es bestehen hier zwei Möglichkeiten. Einmal kann die sh-Pflanze durch eine spontane Mutation nach der Colchicinbehandlung entstanden sein. Zum zweiten besteht die Möglichkeit einer Neukombination der für die Länge der Sexualorgane verantwortlichen Gene, die auf Grund der Genomverdopplung aufgetreten sein kann.

## 2. Untersuchungen an di- und tetraploidem *Fagopyrum esculentum*.

Die Blütenorgane von *Fagopyrum* sind verhältnismäßig klein (vgl. Tabelle 7 und Abb. 3). Man kann aus diesem Grunde an ihnen keine Experimente ausführen, die Einsicht in die physiologischen Grundlagen des PS-Wachstums ver-



Abb. 3. Schnitt durch Blüten von *Fagopyrum esculentum*. In der oberen Reihe von links nach rechts: Kurzgriffler, und zwar homomorpher tetraploider, normaler tetraploider und diploider. In der unteren Reihe von links nach rechts: Langgriffler, und zwar homomorpher tetraploider, normaler tetraploider und diploider. (Vergr. 3 ×.)

mitteln könnten. Analog zu den Versuchen an *Lythrum* wandten wir uns daher von vornherein dem tetraploiden *Fagopyrum* zu.

a) *Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach Bestäubungen an di- und tetraploiden Fagopyrumpflanzen.* Die diploiden Pflanzen zeigten nach Fremddungen einen Ansatz von 90—95%. Taube Samen wurden nicht beobachtet. Nach Fremddungen der Tetraploiden war ein Samenansatz von 37—40% zu verzeichnen. 10% der Samen waren taub.

Diese geringe Samenbildung beruht nach FROLOVA, SACHAROV und MANSUROVA (1946a) auf Störungen bei der Quadriivalentenbildung der Meiosis. Diese Autoren beobachteten weiter, daß infolge dieser Unregelmäßigkeiten in den männlichen oder weiblichen Gametophyten oft 1—2 Chromosomen fehlten. Individuen mit hoher Fertilität bildeten keine Quadrivalente, sondern nur Bivalente, wie dies auch schon WETTSTEIN und STRAUB (1942) und LEVAN (1945) für andere Objekte beschrieben.

Nach Selbstungen der 2n- und 4n-Pflanzen erfolgte ein Ansatz von 1—3%.

Nach diesen Experimenten war nicht nur das diploide, sondern auch das tetraploide Versuchsmaterial selbststeril und kreuzungsfertig.

Die ersten Untersuchungen über das PS-Wachstum bei diploidem *Fagopyrum* führte SCHOCH-BODMER (1930, 1934, 1945) durch. Danach erreichen im Langgriffel Fremdschläuche nach 20 min die Griffelbasis und im Kurzgriffel nach 10 min. Selbstschläuche werden im Langgriffel nach 30 min gestoppt. Sie haben dann etwa  $\frac{2}{3}$  der Griffellänge durchgewachsen. Auf der Narbe des Kurzgriffels keimen die eigenen Pollen erst nach 1 Std. Ihre Schläuche werden schon im

Narbenkopf nach 2—3 Std gehemmt. In Tabelle 5 sind die Längen der 2n- und 4n-Griffel angegeben. Die 4n-Langgriffel sind 0,3 mm und die 4n-Kurzgriffel 0,15 mm länger als die entsprechenden diploiden. Die Genomverdopplung hat also eine Vergrößerung der weiblichen Blütenorgane zur Folge. Wie wir weiter aus Tabelle 5 ersehen, wachsen alle Fremdschläuche in den Fruchtknoten. In den meisten Fällen können wir ein Einwachsen eines oder sogar mehrerer PS in die Mikropyle beobachten, während die anderen vor der Samenanlage blasig aufgequollen sind. Die Selbstschläuche werden immer in bestimmten Griffelregionen gestoppt. Im 2n L wachsen sie 1,1 mm (nach SCHOCH-BODMER 1,2 mm) und im 2n K 0,2 mm (nach SCHOCH-BODMER bis 0,2 mm) weit. Im 4n L wachsen die Selbstschläuche weiter, und zwar werden sie erst nach 1,7 mm gestoppt. Im 4n K werden sie schon nach 0,2 mm aufgehalten, wie im 2n K. Die haploiden Selbstschläuche der diploiden Langgriffel *durchwachsen* fast 60% der Griffellänge, die *diploiden Selbstschläuche der tetraploiden Langgriffel dagegen 75%*.

Welchen Hinweis gibt die aufgefundene größere Wachstumsleistung der illegitimen 2n PS im 4n L? Es ist unwahrscheinlich, daß die größeren 2n-Pollenkörner weniger Hemmstoff enthalten als die kleineren n-Pollenkörner. Vielmehr scheint die Annahme einer veränderten Reaktionsweise zwischen PS und Griffelgewebe die zutreffendere Erklärungsmöglichkeit darzustellen. Dies würde jedoch wieder *auf eine Immunitätsreaktion hinweisen*. Die folgenden Versuche über das Verhalten der PS nach Kreuzungen von 2n- und 4n-*Fagopyrum* weisen ebenfalls in diese Richtung.

b) *Pollenschlauchwachstum und Samenansatz nach Bestäubungen zwischen diploiden und tetraploiden Fagopyrumpflanzen*. An den Buchweizenrassen, mit denen FROLOVA und MANSUROVA (1949) arbeiteten, trat nach Bestäubungen zwischen di- und tetraploiden Formen nie ein Samenansatz auf.

Unsere *diploiden Pflanzen* zeigten nach Fremdungen mit diploidem Pollen einen Ansatz von 10—20%, also einen Bruchteil des normalen Ansatzes. Die Ursachen des geringen Ansatzes sind wahrscheinlich die Störungen bei der Entwicklung des triploiden Embryos, die von FROLOVA und MANSUROVA (1949) beobachtet wurden. Auffallend ist jedoch, daß auch nach illegitimen Bestäubungen ein Ansatz (beim L 9% und beim K 1%) zu verzeichnen war. Eine Untersuchung des PS-Wachstums in der Kreuzung 2n  $\times$  4n (Tabelle 5) ergab: Nach legitimen Bestäubungen wachsen die PS immer durch die Griffelbasis. Im 2n L durchwachsen die illegitimen 2n PS fast 90% der Gesamtgriffellänge. Sie werden erst kurz vor Erreichen der Griffelenden gestoppt. Ihre Plusvarianten gelangen meist in den Fruchtknoten. Im Kurzgriffel werden nach illegitimen

Tabelle 5. *Griffellängen und Pollenschlauchwachstum von diploidem und tetraploidem Fagopyrum esculentum.*

Für jeden Griffellängenwert wurden etwa 120 und für jeden Pollenschlauchlängenwert etwa 50 Einzelmessungen durchgeführt.

Griffelart . . . . .	2n L	2n K	4n L	4n K
Griffellänge . . . . .	1922 $\pm$ 50	711 $\pm$ 87	2263 $\pm$ 59	883 $\pm$ 30
Schwankung . . . . .	1700—2380	590—900	1870—2610	550—1220
Haploid . . . . .	1123 $\pm$ 65	durch	1198 $\pm$ 148	810 $\pm$ 129
	durch	188 $\pm$ 29	2210 $\pm$ 130	155 $\pm$ 54
Diploid . . . . .	1692 $\pm$ 86	durch	1707 $\pm$ 59	durch
	durch	249 $\pm$ 198	durch	219 $\pm$ 34

Bestäubungen die PS stets im Griffel oder in der Narbe gehemmt. Nur in 3 Fällen wurden PS in der Nähe der Samenanlage festgestellt.

Bei den *tetraploiden* Pflanzen war nur nach legitimen Bestäubungen mit haploidem Pollen ein ganz geringer Ansatz (2—4%) zu verzeichnen. Nach illegitimen Bestäubungen mit haploidem Pollen erfolgte in keinem Fall ein Ansatz (nach 233 Bestäubungen). Die legitimen  $n$  PS (s. Tabelle 5) erreichen im  $4n$  K 90% der Griffellänge und im  $4n$  L mit 98% fast die Griffelbasis. Die Plusvarianten wachsen in den Fruchtknoten. Zu bemerken ist jedoch, daß die Fremdschläuche nie alle bis zur Griffelbasis, geschweige denn bis zu der Samenanlage wachsen, sondern die meisten werden unterwegs in Narbe oder Griffel gehemmt und nur 1—2 gelangen zum Griffelende oder in den Fruchtknoten. Die illegitimen haploiden PS wachsen im  $4n$ -Griffel genau so weit wie im  $2n$ -Griffel.

Zusammenfassend stellen wir fest: *In einigen Fällen vermag der illegitime  $2n$ -Pollen im  $2n$ -Griffel die Selbststerilität zu überwinden. Im  $4n$ -Griffel wird der größte Teil der legitimen  $n$  PS gestoppt. Die Hemmung der legitimen Schläuche spricht für einen Stoffverbrauch der PS.* Wir können vermuten, daß durch das  $4n$ -Leitgewebe der Pollenschlauchstoff des legitimen haploiden PS schneller abgebaut wird als durch das  $2n$ -Leitgewebe. Aber auch die geschwächte Hemmung der illegitimen diploiden PS im  $2n$ -Griffel läßt sich auf diese Weise deuten. Ein Pollenschlauchstoff (PS-Stoff), der im diploiden Pollen vermehrt ist, kann im diploiden Griffel erst nach längerem Weg verbraucht sein.

c) *Das Selbststerilitätsverhalten von tetraploiden homomorphen Formen.* Bei vielen Heterostylen wurde ein Auftreten von homomorphen ( $h$ ) Formen beschrieben, d. h. Pflanzen, in deren Blüten die Narben und Staubbeutel auf gleicher Höhe standen. SCOTT (1865) erwähnte schon eine heterostyle *Primula*-Art, an der  $h$ -Blüten auftraten, die selbstfertil waren. SCHOCH-BODMER (1934) beschrieb einen „subheterostylen“ Langgriffler von *Fagopyrum*. Aus den angegebenen Maßen geht hervor, daß es sich um einen  $h$ -Langgriffler handelte. Diese Pflanze war selbstfertil, und zwar nicht allein wegen des geringen Narben-Antherenabstandes, sondern weil die Griffellänge in diesem Falle geringer war als die Länge, welche die Selbstschläuche des Langgrifflers zurücklegen. Die Griffellänge dieses Langgrifflers war im Mittel 1,08 mm, während die Selbstschläuche 1,14 mm im normalen Langgriffel wachsen. SCHOCH-BODMER schloß daraus, daß die Länge der illegitimen PS unabhängig von der Griffellänge sei. FROLOVA, SACHAROV und MANSUROVA (1946 b) fanden unter ihren tetraploiden Buchweizenpflanzen homomorphe Formen, und zwar solche mit reduzierten Antheren und solche mit reduzierten Griffeln, also  $h$ -Kurzgriffler und  $h$ -Langgriffler. Beide Formen waren völlig steril.

Die Ursachen der Sterilität waren nach FROLOVA und Mitarbeitern folgende: In den reduzierten Antheren degenerierten nach normalem Verlauf der Reifeteilung die Pollen infolge eines frühzeitigen Absterbens des Tapetums. In den Formen mit reduzierten Griffeln stellten die Autoren eine Degeneration des Embryosacks fest.

In der  $F_1$ -Generation unserer tetraploiden *Fagopyrum*-pflanzen trat eine Pflanze mit homomorphen Blüten auf, in denen Griffel und Antheren auf der Höhe kurzer Antheren standen. Die Pflanze war selbstfertil. Aus der Pollengröße und dem Kreuzungsverhalten stellten wir fest, daß es ein  $h$ -Langgriffler war. Nur ein  $4n$ -Kurzgriffler ließ sich mit ihrem Pollen erfolgreich bestäuben und der Pollen hatte das Volumen der Langgrifflerpollen.



In der  $F_2$ -Generation, deren Pflanzen zu den in den vorigen Kapiteln beschriebenen Experimenten benutzt wurden, stellten wir noch eine zweite homomorphe Form (K 110) (s. Abb. 3) fest. Die langen Staubblätter waren fast bis zur Höhe des kurzen Griffels reduziert. Diese Pflanze erwies sich als selbststeril. Es handelte sich, wie unten gezeigt werden soll, um einen *h-Kurzgriffler*. Ferner war in derselben  $F_2$  noch eine tetraploide selbstfertile *h*-Form vorhanden. Dies war ein *h-Langgriffler*, der die Nummer L 107 trug. Schließlich trat in dieser  $F_2$  noch die Pflanze L 104 mit einem Griffel auf, dessen Länge etwas unter der des normalen tetraploiden Langgrifflers lag (2,75 mm statt 2,9 mm). Als Testpflanzen bei Bestäubungen mit den genannten Formen wurden die normalen

Tetraploiden L 116 (Langgriffler) und K 108 (Kurzgriffler) benutzt.

Tabelle 6. *Pollenvolumina von tetraploidem Fagopyrum esculentum in  $\mu^3$ .*

Für jeden Wert wurden 200—300 Einzelmessungen durchgeführt.

	Pollenvolumen	Schwankung
K 110	$78980 \pm 6884$	28720—197000
L 107	$76070 \pm 8334$	38230—141000
L 104	$72693 \pm 8543$	49640—117700
4n K	$131700 \pm 4150$	78710—197000
4n L	$66060 \pm 2801$	38230—141000

Zur Charakterisierung der Homomorphen und der reduzierten Form führten wir Pollenvolummessungen und Messungen von Griffeln und Antheren durch. Wie bei *Lythrum* wurden die Griffellängen auf Filamentbasis berechnet (Tabelle 6 und 7). Während bei den normalen diploiden und tetraploiden *Fagopyrum*-pflanzen ein Längenverhältnis von 1:1,8 zwischen Staubblättern und Griffeln besteht, sind bei den mehr oder weniger

*h*-Formen diese Verhältnisse gestört. Im allgemeinen ist mit der Veränderung der Antherenlänge auch eine Änderung des Pollenvolumens gegeben.

Bei K 110 ist die Staubblattlänge sehr stark reduziert. Der Griffel hat keine Längenveränderung erfahren. Das Längenverhältnis der beiden Sexualorgane beträgt 1:1,35. Die Staubblätter sind stets ein wenig länger als der Griffel. Das Pollenvolumen ist etwas geringer als das von normalen *l*-Pollen, aber größer als das der *k*-Pollen.

Die Griffelreduktion des *h*-Langgrifflers L 107 ist statistisch gesichert, die geringe Vergrößerung der Staubblattlängen dagegen nicht. Wie das Längenverhältnis 1:1,25 zeigt, ist der Griffel meist etwas länger als die Antheren. Da Griffel- und Antherenlängen innerhalb der Fehlergrenzen liegen, wird diese Pflanze als homomorph bezeichnet. Die Vergrößerung der Pollenvolumina ist nicht gesichert.

Bei L 104 fallen Griffelverkleinerung, Staubblatt- und Pollenvergrößerung in den Fehlerbereich der normalen Pflanzen. Das Staubblatt-Griffel-Längenverhältnis 1:1,5 weist die Pflanze in die Klasse der reduzierten Langgriffler.

Es war zu prüfen, wie sich die reduzierten Griffel und die in ihrem Volumen veränderten Pollen nach Bestäubungen verhalten. Wir führten daher die möglichen Kombinationen der drei Pflanzen untereinander und mit normalen Tetraploiden durch.

Zunächst wurde der Samenansatz festgestellt. Der *h-Kurzgriffler* K 110 war *völlig selbststeril*. Er zeigte nur Ansatz bei Bestäubung mit Pollen von normalen und *h*-Langgrifflern. Der *h-Langgriffler* L 107 war *selbstfertil*. Er war mit den Pollen von allen Formen fruchtbar zu bestäuben. Der reduzierte Langgriffler L 104 verhielt sich wie ein normaler Langgriffler. Nach Bestäubung der Kontrollpflanzen mit den Pollen von K 110, L 107 und L 104 waren nur die legitimen Verbindungen (L 116  $\times$  K 110, K 108  $\times$  L 107, K 108  $\times$  L 104) erfolgreich.

Die Analyse des PS-Wachstums (Tabelle 8) ergab: Die Pollen verhalten sich beim Wachstum ihrer Schläuche nicht nach der in einigen Fällen veränderten Höhe der Antheren und der dadurch bedingten Volumveränderung, sondern nach

ihrer sporophytischen Bestimmung. Der gesamte Langgriffler-Pollen zeigt ein gleiches Wachstumsverhalten, ob er nun aus Antheren von normaler Höhe stammt oder aus solchen, die größer sind. Der kleinere Pollen aus den reduzierten Antheren des h-Kurzgrifflers ist in seinem Wachstumsverhalten dem Pollen des normalen Kurzgrifflers gleich. Normale und reduzierte Griffel üben auf die PS den gleichen Einfluß aus. Ein reduzierter Langgriffler verhält sich wie ein echter Langgriffler. Legitime Schläuche wachsen durch und illegitime werden gestoppt. Die Selbststerilität des h-Kurzgrifflers ist dadurch bedingt, daß sich bei ihm Griffel und Pollen verhalten wie bei normalen Kurzgrifflern. Durch dieselben Tatsachen wird auch die Selbstfertilität des h-Langgrifflers (z. B. L 107) erklärt. Die Griffellänge ist in diesem Falle nämlich *geringer als die Länge, welche die Selbstschläuche normalerweise im Langgriffel zurücklegen*. Der reduzierte Langgriffler L 104 hat eine größere Griffellänge als L 107. Hier reicht der von den Selbstschläuchen zurückgelegte Weg nicht zur Befruchtung aus.

Nach Untersuchung der Griffel- und Staubblattlängen sowie des PS-Verhaltens bei h-Formen können wir zusammenfassend sagen: *Nicht die Länge der Blütenorgane ist für den Erfolg einer Bestäubung maßgebend, sondern die in den Antheren erfolgte Determination des Pollens*. Ein wichtiges Argument der Niveautheorie, welche statt dessen den Längen der Blütenorgane die Hauptverantwortung für den Erfolg einer Bestäubung zuschreibt, war die bei h-Formen manchmal auftretende Selbstfertilität. Diese Selbstfertilität wird aber nicht durch die gleiche oder annähernd gleiche Länge von Griffeln und Staubblättern bei den h-Formen von *Fagopyrum* bedingt, sondern nur durch die Herabsetzung der Griffellängen auf die Größe, die ein PS als illegitimer Schlauch gerade noch überschreiten kann. Bei einem Kurzgriffler, der durch verringerte Staubblattlänge fast homomorph

Tabelle 7. *Länge der männlichen und weiblichen Blütenorgane von diploidem und tetraploidem Fagopyrum esculentum.*  
Jeder Wert basiert auf 60 Einzelmessungen.

	Länge der Blütenorgane		Längen- verhältnis
	lange	kurze	
2n L	2763 ± 48 2525—3110	1405 ± 29 1236—1578	1,97:1
4n L	2890 ± 97 2682—3184	1675 ± 48 1438—1885	1,73:1
2n K	2693 ± 68 2530—3105	1474 ± 26 1210—1585	1,7 :1
4n K	2890 ± 62 2700—3110	1607 ± 35 1469—1701	1,8 :1
K 110	2221 ± 145 1473—2632	1584 ± 129 1316—1947	1,35:1
L 107	2421 ± 301 2160—2632	1937 ± 413 1579—2368	1,25:1
L 104	2768 ± 154 2368—3180	1832 ± 123 1579—2105	1,5 :1

Tabelle 8. *Pollenschlauchwachstum nach Bestäubungen zwischen tetraploiden normalen, reduzierten und homomorphen (h) Fagopyrumpflanzen.*

Jeder Wert beruht auf 10 Einzelmessungen.

	L 104	L 107	K 110	L 116	K 108
kL 104	1514 ± 214	durch	durch	1587 ± 256	durch
kL 107	1610 ± 270	durch	durch	1544 ± 141	durch
IK 110	durch	durch	192 ± 186	durch	249 ± 130
kL 116	1698 ± 147	durch	durch		
IK 108	durch	durch	322 ± 150		

geworden ist (K 110) findet man keine Selbstfertilität. *Durch Größenveränderung der Blütenorgane ist an dem physiologischen Selbststerilitätsverhalten von Pollenschlauch und Griffelgewebe nichts verändert worden.*

#### IV. Besprechung der Ergebnisse.

##### 1. Der Mechanismus der Selbststerilität bei di- und tetraploiden Heterostylen.

Die Selbststerilität der heterostylen Pflanzen kommt meist durch eine Wachstumshemmung der illegitimen Pollenschläuche im Griffel zustande. Das Ziel unserer Experimente, etwas über die physiologischen Grundlagen der Hemmung sagen zu können, wird am besten erreicht, wenn wir den Verlauf des PS-Wachstums bei di- und tetraploiden Heterostylen verfolgen.

a) *Die Keimung der Pollenkörner.* Bei *Lythrum* und *Fagopyrum* verläuft die Pollenkeimung normal. Es liegen keine Keimungshemmstoffe vor, wie MOEWUS (1950a, b, c) für die dimorph heterostyle *Forsythia intermedia* annimmt. Auf allen Narben keimen nämlich alle Pollen. Unreife Pollen, die bei *Forsythia* keine Keimungshemmstoffe (= Flavonolglykoside) enthalten sollen und aus diesem Grunde nach MOEWUS keimten, keimen bei *Lythrum* nicht. Wir dürfen aus diesem Grunde den *Flavonolglykosiden*, die auch in den Exinen von *Lythrum*- und *Fagopyrum*-Pollen enthalten sind (BODMER 1927, COUCH, NAGHSKI und KREWSOHN 1946), *nicht den Charakter von Hemmstoffen der Pollenkeimung zusprechen*. Ob sie in einem Zusammenhang mit der Pollenkeimung stehen, ist unklar. Auch die Rolle der Borsäure dürfte eine andere sein, als sie im Zusammenhang mit den Flavonolglykosiden von *Forsythia* angenommen wird. *Lythrum*-Pollen keimt in Rohrzucker, aber die Schläuche platzen meist; Borsäure verhindert das Platzen. Wahrscheinlich trägt die Borsäure durch Einlagerung in die PS-Wand zu deren Festigung bei (SCHMUCKER 1935). Den gleichen fördernden Einfluß zeigt auch Agar. Er verhindert ein Platzen der PS, wahrscheinlich auf Grund seiner großen Viskosität. Der Buchweizenpollen keimt nach SCHOCH-BODMER (1934) nicht in wäßrigem oder Agar-Medium, sondern nur auf Baumwollfäden in einer Feuchtkammer. Hier kann wohl keine Inaktivierung der Flavonole durch Fermente erfolgt sein. Der Selbststerilitätsmechanismus, den MOEWUS bei *Forsythia* annimmt, läßt sich also keinesfalls auf *Lythrum* und *Fagopyrum* anwenden.

b) *Das Pollenschlauchwachstum.* In den Griffeln von *Fagopyrum* wachsen die Pollenschläuche im Leitgewebe des Griffels in den vorhandenen Interzellularen. Bei *Lythrum* wachsen sie unter Auflösung der kollenchymatischen Wandverdickungen der Leitgewebezellen bis in den Fruchtknoten. Bei beiden werden die illegitimen PS im Langgriffel (und bei *Lythrum* auch im Mittelgriffel) im Leitgewebe des Griffels, im Kurzgriffel aber bereits in der Narbe gehemmt. Dabei schwellen die Schlauchenden keulenförmig an. Ein Platzen der Schläuche wurde nie beobachtet. Knospenbestäubungen mit reifen Pollen, bei denen Selbstschläuche in bestimmten Entwicklungsstadien des Griffels größere Längen erreichen als im reifen Griffel, beweisen, daß ein polleneigener Hemmstoff nicht vorliegt. Es besteht also eine Wirkung des reifen Griffels auf die PS, die im unreifen Griffel noch nicht vorhanden ist. Man kann eine *Immunitätsreaktion*, d. h. ein Zusammenwirken von PS und Narbe bzw. Leitgewebe *annehmen*, wie sie für Homostyle als bewiesen gilt.



Das PS-Wachstum bei der homostylen, selbststerilen *Petunia* z. B. erfolgt, indem die PS aus dem Leitgewebe Wasser oder echte Nährstoffe aufnehmen. Die Hemmung der Schläuche tritt ein, wenn das Leitgewebe auf Grund seiner mit dem PS übereinstimmenden genetischen Konstitution auf den Reiz des PS hin (= Antigen) einen Antikörper bildet. Die Rolle von Antigen und Antikörper wird verschieden gedeutet. Nach EAST (1929, 1934, 1940) bilden Antigen und Antikörper einen Hemmstoff. STRAUB (1947, 1948) faßt das Antigen als einen notwendigen Wachstumsstoff auf, der bei Selbstschläuchen vom Antikörper (= Leitgewebesystem) verbraucht wird und damit zum größten Teil für das PS-Wachstum ausfällt.

Als Voraussetzung für eine Deutung der Hemmung nach dieser „Verbrauchstheorie“ ist auch bei den Heterostylen schon die Tatsache der Ernährung der PS durch das Leitgewebe vorhanden. Für *Lythrum* konnte dies von SCHOCH-BODMER und HUBER (1945) und SCHOCH-BODMER (1947) nachgewiesen werden. Für die Annahme eines polleneigenen Wachstumsstoffes spricht vor allem die Hemmung der legitimen haploiden PS im tetraploiden Leitgewebe von *Lythrum* und *Fagopyrum*. In diesem Falle findet keine Immunitätsreaktion statt. Trotzdem werden die PS zum größten Teil vor Erreichen der Griffelbasis abgestoppt. Es scheint, daß hier der PS-Stoff (= Antigen) des haploiden Pollens in dem durch Genomverdopplung „verstärkten“ tetraploiden Leitgewebe verbraucht ist, bevor die PS in den Fruchtknoten gelangt sind. Die Annahme eines Zusammenhanges zwischen Immunitätsreaktion und Ernährung der Pollenschläuche dürfte daher gerechtfertigt sein. In die gleiche Richtung weist auch unser Befund über das Verhalten der diploiden PS im diploiden Griffel. Sie wachsen nach illegitimen Bestäubungen teilweise weiter als die „schwächeren“ haploiden Schläuche. Man kann annehmen, daß durch die Genomverdopplung auch die Menge des PS-Stoffes erhöht wird und daß deshalb trotz Illegitimität bei dieser Kombination die Fruchtknoten zum Teil erreicht werden.

c) Versuch einer genetischen Deutung des Hemm-Mechanismus. Antigen (= PS-Stoff) und Antikörper (= LG-System) werden durch die Heterostylie bestimmt. Im Gegensatz zur Wirkung der S-Gene bei den Homostylen wird die Polleneigenschaft bei den Heterostylen sporophytisch bestimmt, so daß alle Pollen einer Anthere mit einheitlichem Antigen ausgerüstet sind.

Für den dimorphen *Fagopyrum* sind zwei verschiedene PS-Stoffe und zwei verschiedene LG-Systeme anzunehmen. Die l- und k-Pollen enthalten je einen PS-Stoff und die L- und K-Griffel je ein LG-System. Im Langgriffler und im Kurzgriffler werden unter der Wirkung des PS-Stoffes des eigenen Pollens die LG-Systeme aktiviert.

Beim trimorphen *Lythrum* sind die Verhältnisse komplizierter. Hier sind drei verschiedene PS-Stoffe und dementsprechend drei verschiedene LG-Systeme anzunehmen. Die l-, m- und k-Pollen besitzen je einen spezifischen PS-Stoff. Die PS-Stoffe der Pollen von Antheren gleicher Höhe aus verschiedenen Pflanzen sind gleich. Es verhält sich z. B. der IM-Pollen nach legitimen und illegitimen Bestäubungen genau so wie der IK-Pollen. Da jeder Griffel mit zwei verschiedenen Pollenarten illegitim bestäubt werden kann, muß er in der Lage sein, mit der Bildung zweier verschiedener LG-Systeme zu reagieren. Die Stärke der LG-Systeme nimmt vom Langgriffler über den Mittelgriffler bis zum Kurzgriffler zu.

Diese Zunahme kommt zum Ausdruck in der PS-Länge nach illegitimen Bestäubungen, z. B. legt der k-Pollen im Mittelgriffel einen kürzeren Weg zurück als im Langgriffel, und der m-Pollen wächst im Kurzgriffel weniger weit als im Langgriffel. Die größere Stärke der LG-Systeme im Kurzgriffel kommt auch bei Knospenbestäubungen zum Ausdruck: Beim Langgriffler führt sie zum Ansatz, nicht aber beim Kurzgriffler.

Geneisch ist die Bildung von PS-Stoff und LG-System wie folgt zu deuten: Diejenige Kombination von Heterostyliegenen, welche den Langgriffler bestimmt, steuert außerdem 1. die für die m- und k-Pollen spezifischen Stoffe und 2. im Griffel die Möglichkeit zur Auslösung von je einem LG-System durch den m- und k-Pollen. In der Langgrifflerblüte werden also von den Heterostyliegenen z. B. zwei LG-Systeme bestimmt, nämlich  $LG_m$  und  $LG_k$ , die bei illegitimer Bestäubung mit m- oder k-Pollen in Funktion treten. Der m-Pollen des Langgriffers besitzt einheitlich  $PS_m$ -Stoff und der k-Pollen  $PS_k$ -Stoff. Entsprechendes gilt für die beiden anderen Blütentypen.

Durch die Heterostyliegene werden sowohl bei den dimorph als auch bei den trimorph heterostylen Pflanzen folgende Eigenschaften bestimmt: 1. die Länge der Griffel, 2. die Länge der Staubblätter, 3. die Größe der Pollen, 4. die Ausbildung der Antigene (= PS-Stoffe) im Pollen, 5. die Möglichkeit der Ausbildung von Antikörpern (= LG-Systemen) in den Griffeln.

## 2. Die Aufhebung der Selbststerilität bei den Heterostylen nach Genomverdopplung.

Homostyle Selbststerile können selbstfertil werden, wenn durch Genomverdopplung Pollen gebildet werden, die zwei bestimmte verschiedene *S*-Gene tragen. Diese Selbstfertilität ist durch die gametophytische Bestimmung des Pollens bedingt, weil jedes *S*-Gen selbstständig mit dem Leitgewebe reagiert. Die Pollen aus einer Anthere von homostylen Selbststerilen reagieren gemäß ihren *S*-Genen unter Umständen verschieden in demselben Leitgewebe. Die Pollen der Heterostylen hingegen verhalten sich im Leitgewebe unabhängig von ihrer genetischen Konstitution. Sie sind sporophytisch determiniert. Es konnte bei tetraploiden Heterostylen eine Selbstfertilität analog zu der von homostylen Tetraploiden nicht erwartet werden, weil die genetische Beschaffenheit des Pollenträgers die Selbststerilitätsreaktion bestimmt.

Am Beispiel des Buchweizens soll dies nun erläutert werden. Der Kurzgriffler ist heterozygot. Er trägt die Gene *A* und *a*. Die Pollen, die zur Hälfte *A* und zur Hälfte *a* besitzen, sind einheitlich vom Sporophyten nach *A* determiniert. Das Wachstumsverhalten des *A*- und *a*-Kurzgrifflerpollens ist völlig gleich. Der Langgriffler ist homozygot durch die Gene *aa* bestimmt. Der Langgriffler-Pollen ist in seinem vom Sporophyten festgelegten physiologischen Verhalten gleich. Beim diploiden Buchweizen ist der *a*-Pollen des Langgriffers vom *a*-Pollen des Kurzgriffers physiologisch verschieden, obwohl beide genetisch gleich sind.

Der tetraploide Kurzgriffler besitzt die Gene *AAaa*. Die Pollen tragen *AA*, *Aa* oder *aa*. Auf Grund der sporophytischen Bestimmung ist der gesamte Pollen einheitlich nach *A* bestimmt. Eine „competition“, eine Störung im Selbststerilitätsverhalten kann z. B. im Pollen *Aa* nicht erfolgen. Der tetraploide

Langgriffler trägt die Gene *aaaa*, die Pollen sind also auch genetisch gemäß ihrer sporophytischen Determination beschaffen. Es ist gar nicht zu erwarten, daß diploider *aa*-Pollen sich anders verhält als der haploide *a*-Pollen.

Diese Überlegungen wurden durch die Versuchsergebnisse bestätigt. Tetraploide Pflanzen von *Lythrum* und *Fagopyrum* sind im Normalfall selbststeril und kreuzungsfertil. *Unter den tetraploiden Formen des Buchweizens wurden jedoch selbstfertile homomorphe Langgriffler gefunden.* Man kann annehmen, daß die Reduktion der Griffel, die ein Durchwachsen der PS ermöglicht, erblich bedingt ist. Es wurden in allen Nachkommenschaften von tetraploidem Buchweizen h-Langgriffler gefunden. Die Annahme einer einmaligen modifikatorischen Veränderung scheidet daher aus.

*Zur Erklärung der genetischen Beschaffenheit dieser tetraploiden h-Langgriffler bestehen zwei Möglichkeiten.*

1. Bei einer Kreuzung von einem tetraploiden Langgriffler (*aaaa*) mit einem tetraploiden Kurzgriffler (*AAaa*) können neben den Formen, welche die genetische Formel ihrer Eltern tragen, auch *Pflanzen entstehen mit den Genen Aaaa*. Es ist möglich, daß in dieser Kombination das dominante Kurzgrifflergen *A* die Wirkung der drei Langgrifflergene *aaa* nicht völlig überdecken kann, sondern nur schwächt. Es entsteht also ein Langgriffler, dessen Griffel reduziert ist.

2. Die Ausbildung der 4n h-Langgriffler kann auch durch neuartige Kombination der Heterostyliegene mit *Zusatzgenen* bewirkt werden. In jüngster Zeit konnte MATHER (1950) für die diploide *Primula sinensis* solche Zusatzgene nachweisen. Ein Gen bewirkt homozygot rezessiv die Reduktion der Griffellänge und ein anderes Gen ebenfalls homozygot rezessiv eine höhere Inserierung der Antheren. Durch Kombination mit den Heterostyliegenen erhielt er verschiedene homomorphe Formen.

Es kann vorläufig noch nicht entschieden werden, welche dieser beiden Möglichkeiten bei den h-Formen des Buchweizens vorliegt. Entsprechende Kreuzungsexperimente sind im Gange.

Genetische Neukombinationen, die mit einer phänotypischen Änderung des Heterostylietypus verbunden sind, gibt es auch bei *Lythrum*. So fanden wir die semihomomorphen tetraploiden Mittelgriffler. Sie waren nicht selbstfertil. Ihre Griffellänge war nicht reduziert, sondern vergrößert. Es konnte gezeigt werden, daß diese Form genetisch und nicht modifikatorisch bestimmt ist. In Analogie zu den h-Formen von *Fagopyrum* könnte es sich um einen geschwächten Mittelgriffler handeln, der statt mindestens zwei Mittelgrifflergenen nur eines trägt. Seine genetische Formel würde lauten:  $aa\ aa\ M_a m_a\ m_b m_b$ , während der normale tetraploide Mittelgriffler z. B. als:  $aa\ aa\ M_a M_a\ m_a m_a\ m_b m_b$  zu bezeichnen ist. In der Wahl der Faktoren ist die EASTSche Formel der Heterostylen benutzt worden.

Während bei den homostylen, tetraploiden Selbststerilen eine Selbstfertilität durch eine Änderung im physiologischen Verhalten des männlichen Gametophyten (des Pollens) erreicht wurde, besteht bei den tetraploiden Heterostylen die Möglichkeit einer Selbstfertilität durch eine genetisch bedingte Veränderung des Sporophyten. In beiden Fällen ruft eine genetische Neukombination die Selbstfertilität hervor.



### Zusammenfassung.

1. Nach legitimen und illegitimen Bestäubungen wurde das Pollenschlauchwachstum und der Samenansatz an diploiden und tetraploiden Pflanzen von *Lythrum salicaria* und *Fagopyrum esculentum* untersucht.

2. Nach Bestäubung mit Pollen, die in Borsäure suspendiert waren, wird die Selbststerilität von *Lythrum* nicht aufgehoben. Durch Borsäure wird das Pollenschlauchwachstum in keinem Stadium verändert.

3. Die fördernde Wirkung der Borsäure beim Pollenschlauchwachstum in vitro beruht darauf, daß sie, ebenso wie Agar, ein Platzen der PS verhindert.

4. Ein Zusammenhang zwischen Pollenflavonfarbstoffen und dem Mechanismus der Selbststerilität, wie ihn MOEWUS für *Forsythia intermedia* annimmt, ist bei unseren Objekten nicht vorhanden.

5. Durch Knospenbestäubungen bei *Lythrum* wurde gezeigt, daß keine pollen-eigenen Wachstumshemmstoffe vorliegen. Die Hemmung der Selbstschläuche kommt wahrscheinlich durch eine Immunitätsreaktion zwischen PS und Leitgewebe zustande. Experimente an *Fagopyrum* deuten auf das gleiche Prinzip hin.

6. Tetraploide Pflanzen von *Lythrum* und *Fagopyrum* sind normalerweise selbststeril.

7. Tetraploide, homomorphe Formen von *Fagopyrum* sind dann selbstfertil, wenn die Griffellänge die Länge unterschreitet, welche die Selbstschläuche im normalen Griffel erreichen.

8. Während bei den tetraploiden Homostylen durch eine Neukombination der Pollengene Selbstfertilität bewirkt wird, kommt es bei den tetraploiden Heterostylen durch eine genetisch bedingte Veränderung in der Länge der Griffel zum Samenansatz nach illegitimen Bestäubungen.

9. Untersuchungen des PS-Wachstums nach Bestäubungen von tetraploiden Pflanzen mit haploidem Pollen ließen einen Zusammenhang annehmen zwischen Immunitätsreaktion und Ernährung der Pollenschläuche im Sinne der STRAUBschen Verbrauchstheorie. Die Hemmung der illegitimen PS steht in Abhängigkeit von einem polleneigenen Wachstumsstoff (Antigen) und einem Antikörper (Leitgewebesystem) des Griffels.

10. Der Zusammenhang zwischen den Heterostyliegenen und den PS-Stoffen bzw. den LG-Systemen wird bei *Fagopyrum* und bei *Lythrum* erörtert. Für *Lythrum* läßt sich nachweisen, daß die drei spezifischen Leitgewebesysteme in ihrer Antikörperwirkung vom Lang- zum Kurzgriffler hin zunehmen.

Ich danke meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. J. STRAUB für die Themastellung und die geistige und materielle Unterstützung, die er stets meiner Arbeit entgegenbrachte. Herrn Dr. H. F. LINSKENS danke ich für anregende Diskussionen.

### Literatur.

Alle mit \* versehenen Arbeiten waren nur im Referat zugänglich.

- BATESON, W., and R. P. GREGORY: On the inheritance of heterostyly in *Primula*. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **76**, 581 (1905). — BODMER, H.: Beiträge zum Heterostylieproblem bei *Lythrum salicaria*. Flora (Jena) N. F. **22**, 306 (1927). — BRIEGER, F.: Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Berlin 1930. — COUCH, J. F., J. NAGHSKI and C. F. KREWSON: Buckwheat as a source of rutin. Science (Lancaster, Pa.) **103**, 197 (1946). — DARWIN, CH.: Different forms of flowers on plants of the same species. London 1877. — EAST, E. M.: Inheritance of trimorphism in *Lythrum salicaria*. Proc. Nat. Acad. Sci.

U.S.A. **13**, 122 (1927a). — The inheritance of heterostylism in *Lythrum salicaria*. *Genetics* **12**, 393 (1927b). — Peculiar genetic results due to active gametophyte factors. *Hereditas* (Lund) **9**, 49 (1927c). — Self-sterility. *Bibl. Genet.* **4**, 243 (1929). — The reaction of the stigmatic tissue against pollen-tube growth in selfed self-sterile plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **20**, 264 (1934). — The distribution of self-sterility in flowering plants. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **82**, 449 (1940). — EAST, E. M., and A. J. MANGELSDORF: A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **11**, 166 (1925). — Studies on self-sterility. VII. Heredity and selective pollentube growth. *Genetics* **11**, 466 (1927). — ERNST, A.: Vererbung und Bedeutung der Heterostylie. *Verh. schweiz. naturforsch. Ges.* **105**, 174 (1924)\*. — Über Vererbung mit Faktorenkopplung und Faktorenaustausch. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **70**, 157 (1925). — Zur Genetik der Heterostylie. *Z. Vererbungslehre* **2**, 265 (1928a). — Zur Vererbung der morphologischen Heterostyliemerkmale. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **46**, 573 (1928b). — EYSTER, W. H.: The induction of fertility in genetically self-sterile plants. *Science* (Lancaster, Pa.) **94**, 144 (1941). — FISCHER, R. A., and C. MARTIN: Spontaneous occurrence in *Lythrum salicaria* of plants duplex for short-style gene. *Nature* (Lond.) **60**, 451 (1947). — FISCHER, R. A., and K. MATHER: Non lethality of the mid factor in *Lythrum salicaria*. *Nature* (Lond.) **146**, 521 (1940)\*. — Polyploid inheritance in *Lythrum salicaria*. *Nature* (Lond.) **150**, 430 (1942). — The inheritance of style length in *Lythrum salicaria*. *Ann. of Eugen.* **12**, 1 (1943). — FROLOVA, S. L., V. V. SACHAROV and V. V. MANSUROVA: Cytological basis of high fertility in autotetraploid buckwheat. Homostyly of flowers of buckwheat as a morphological manifestation of sterility. *Nature* (Lond.) **158**, 520 (1946a, b). — FROLOVA, S. L., u. V. V. MANSUROVA: Einfluß der äußeren Bedingungen auf den hybriden Keim beim Buchweizen (russisch). *Dokl. Akad. Nauk. USSR.* **69**, 77 (1949)\*. GEBELEIN, H.: Zahl und Wirklichkeit. Leipzig 1943. — HUBER, P., u. H. SCHOCH-BODMER: Pollenschläuche im Narben- und Griffelgewebe. Ein Verfahren zu ihrer Darstellung im Mikrotomschnitt. *Ber. schweiz. bot. Ges.* **54**, 71 (1944). — JOST, L.: Über die Selbststerilität einiger Blüten. *Bot. Ztg* **65**, 77 (1907). — LAIBACH, F.: Zum Heterostylieproblem. *Biol. Zbl.* **45**, 170 (1925). — Zur Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **46**, 181 (1928). — Die Bedeutung der homostylen Formen für die Frage nach der Vererbung der Heterostylie. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **47**, 584 (1929). — LEVAN, A.: Aktuelle Probleme der Polyploidiezüchtung. *Arch. Klaus-Stiftg. Erg.-Bd.* **20**, 142 (1945). — LEWIS, D.: Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. *Hereditas* (Lond.) **1**, 85 (1947). — MATHER, K.: The genetical architecture of heterostyly in *Primula sinensis*. *Evolution* (Lancaster, Pa.) **4**, 340 (1950). — MOEWUS, F.: Zur Physiologie der Selbststerilität bei *Forsythia*. *Biol. Zbl.* **69**, 181 (1950a). — Über die physiologischen und biochemischen Grundlagen der Selbststerilität bei *Forsythia*. *Forschgn u. Fortschr.* **26**, 101 (1950b). — Die Bedeutung von Farbstoffen bei den Sexualprozessen der Algen und Blütenpflanzen. *Z. angew. Chem.* **62**, 496 (1950c). — RENNER, O.: Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonthen einiger Oenotheren. *Z. Bot.* **11**, 305 (1919). — SCHMUCKER, TH.: Über den Einfluß der Borsäure auf Pflanzen, insbesondere keimende Pollenkörner. *Planta* (Berl.) **23**, 264 (1935). — SCHOCH-BODMER, H.: Zur Heterostylie von *Fagopyrum esculentum*. (Pollenschlauchwachstum und Saugkräfte). *Ber. schweiz. bot. Ges.* **39**, 4 (1930). — Methoden zur Ermittlung der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel. *Verh. schweiz. naturforsch. Ges.* **113**, 368 (1932). — Griffelbeschaffenheit und Pollenschlauchwachstum bei *Fagopyrum esculentum*. *Planta* (Berl.) **22**, 149 (1934). — Einfluß verschiedener Faktoren auf die Pollenbeschaffenheit bei *Lythrum salicaria*. *Verh. schweiz. naturforsch. Ges.* **149/150** (1937a). — *Lythrum salicaria*. Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropa, Liefg 53–54, 9. 1937b. — Zur Frage der „Hemmungstoffe“ bei Heterostylen. *Arch. Klaus-Stiftg. Erg.-Bd.* **20**, 403 (1945). — Die Ernährung der Pollenschläuche durch das Leitgewebe. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **43** (1947). — SCHOCH-BODMER, H., u. P. HUBER: Die Aufnahme und Auflösung von Leitgewebesubstanz durch Pollenschläuche. *Verh. schweiz. naturforsch. Ges.* **161** (1945). — SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen. *Züchter* **19**, 344 (1949). — SCOTT, J.: Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the Primulaceae. *Linnean Soc. J. Lond.* **8**, 78 (1865)\*. — STOUT, A. B.: Studies in *Lythrum salicaria*. II. A new form of flower in this species. *Bull. Torrey bot. Club.* **52**, 81 (1925). — STOUT, A. B., and C. CHANDLER: Change from self-incompatibility to self-compatibility accompanying change from diploid to tetraploid. *Science* (Lancaster, Pa.) **94**, 118 (1941). — Hereditary transmission of induced tetraploid and compatibility

in fertilisation. Science (Lancaster, Pa.) **96**, 257 (1942). — STRASSBURGER, E.: Über fremdartige Bestäubungen. Jb. Bot. **17**, 50 (1886). — STRAUB, J.: Die Beseitigung der Selbststerilität durch Polyploidisierung. Ber. dtsh. bot. Ges. **59**, 298 (1941). — Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von *Petunia*. Z. Naturforsch. **1**, 287 (1946). — Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von *Fetunia*. II. Das Prinzip des Hemmmechanismus. Z. Naturforsch. **2**, 433 (1947). — Neue Ergebnisse der Selbststerilitätsforschung. Naturwiss. **35**, 23 (1948). — Wege zur Polyploidie, 2. Aufl. Berlin 1950. — TAUBÖCK, K.: Über Reaktionsprodukte von Flavonolen mit Borsäure und organischen Säuren und ihre Bedeutung für die Festlegung des Bors in Pflanzenorganen. Naturwiss. **30**, 439 (1942). — UBISCH, G. v.: Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. Bibl. Genet. **2**, 287 (1925). — Koppelung von Farbe und Heterostylie bei *Oxalis rosea*. Biol. Zbl. **46**, 633 (1926). — WEITSTEIN, F. v., u. J. STRAUB: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. III. Weitere Beobachtungen an *Bryumsippen*. Z. Vererbungslehre **80**, 271 (1942). — ZOLLIKOFER, CL.: Untersuchungen zum Fertilitätsproblem der Heterostylen. Planta (Berl.) **16**, 763 (1932).

Dr. KARL ESSER, Botanisches Institut Köln.

---



Aus dem Max Planck-Institut für Biologie, Abteilung Kühn, Tübingen.

ZUR PHÄNOGENESE DER FLÜGELZEICHNUNG  
VON *PLODIA INTERPUNCTELLA*.

Von

VIKTOR SCHWARTZ.

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1952.)

Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	51
Material und Methoden . . . . .	51
Die Färbung und Zeichnung . . . . .	52
Die genetische Variabilität der Färbung und Zeichnung . . . . .	60
Die Farbmutation <i>g</i> . . . . .	60
Die Zeichnungsmutation <i>R</i> . . . . .	62
Gene der Pigmentierungsintensität . . . . .	64
Entwicklungsphysiologische Zusammenhänge . . . . .	84
Determination des Zeichnungsmusters und der Färbung . . . . .	84
Beziehungen zwischen Feldgrenzen verschiedener Systeme . . . . .	91
Zusammenfassung . . . . .	93
Literatur . . . . .	95

Einleitung.

Die Arbeit mit der Pyralide *Plodia interpunctella* wurde aufgenommen, um den Mechanismen der Phänogenese der Färbung und Zeichnung des Vorderflügels nachzugehen. Als eine Voraussetzung für Fortschritte in dieser Richtung wurde von Anfang an die Kenntnis möglichst mannigfaltiger Mutationen der die Tracht determinierenden Gene angesehen. Mit der Morphologie des Zeichnungsmusters, den bisher spontan aufgetretenen Mutationen und den zur Zeit möglichen entwicklungsphysiologischen Folgerungen befaßt sich diese Untersuchung.

Die Wahl des Objektes wurde begünstigt durch das einfache und farbige Zeichnungsmuster, durch die besondere Art der darin enthaltenen Feldgliederung, durch die hohe Variabilität der Art und durch die besonders gute Eignung des Tieres für die Laboratoriumsarbeit.

Herrn Prof. Dr. R. LEHMENSICK (Bonn) habe ich zu danken, weil er meine Aufmerksamkeit auf dieses Objekt lenkte. Für die Überlassung des Ausgangsmaterials meiner *Plodia*-Zuchten im Jahre 1942 danke ich Herrn Dr. KUNIKE (damals Berlin, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft). Frau L. GIRY, Frau G. SAUTERMEISTER und Frl. I. BUCK danke ich für technische Hilfe bei der Handhabung des Objektes.

Material und Methoden.

Das von Herrn Dr. KUNIKE erhaltene Ausgangsmaterial des größten Teiles meiner Zuchten war ein umfangreiches Eigelege. Alle jetzt vorhandenen Stämme mit Ausnahme des Stammes 9 gehen auf dieses Material zurück. Der Stamm 9 wurde durch ein begattetes Weibchen begründet, das in einer Wohnung in Berlin gefangen wurde.

Die Polyphagie von *Plodia interpunctella* (LEHMENSICK und LIEBERS 1938) bot die Möglichkeit von dem normalen Futter, zuckerreichen getrockneten Süßfrüchten, loszukommen. Tastversuche ergaben, in Übereinstimmung mit LEHMENSICK und LIEBERS, daß

*Plodia* hohe relative Feuchtigkeit und hohe Zuchttemperatur verlangt. Weizenschrot diene als Grundmasse der Nahrung. Zur Erreichung der notwendigen Feuchtigkeit wurde Melasse beigemischt. Es muß so viel Melasse aufgewandt werden, daß das Futter davon durchzogen, aber nicht dauernd naß ist. Die Zuchttemperatur betrug stets 30°. Um das Austrocknen der Zuchten zu verhindern, mußte die relative Feuchtigkeit durch offene Wasserflächen im Thermostaten auf 75–90% gehalten werden. Als Zuchtgefäße dienten die für Mehlmottenzuchten gebräuchlichen Glasdosen von 12 cm Durchmesser und 4 cm Höhe mit Flachglasdeckel. Schalenrand und Deckel müssen gut aufeinander schließen, weil die Raupen sehr lebhaft sind und besonders bei Eintritt der Spinnreife vor der Verpuppung intensiv außerhalb des Futters umherlaufen. Ist die Zuchttemperatur zu niedrig, so kommt es neben der starken Verlangsamung der Entwicklung zu einer so hohen Sterilität der Imagines, daß die Zuchtschlämme gefährdet werden. Schon bei konstant 19° blieben die Raupen in den Gespinsten unverpuppt liegen. Diese Reaktion tritt bei *Ephesia* erst bei viel tieferen Temperaturen ein. CASPARI untersuchte sie bei diesem Objekt bei einer Temperatur von 6–9°. Ob 30° das Optimum für *Plodia* ist oder nur sehr nahe am Optimum liegt, ist nicht festgestellt.

Die frisch geschlüpften Falter befinden sich in voller sexueller Reife. Zur Fortzucht der Stämme wird je Zuchtschale ein Paar in Bruder-Schwester-Inzucht angesetzt. Das Ansetzen mehrerer Weibchen führt leicht zur Übervölkerung der Zuchten. Durch Zugabe von etwas Futtergemisch wird die Eiablage begünstigt. Sind die Räumchen geschlüpft, so wird eine für die ganze Larvenentwicklung ausreichende Futtermenge hinzugegeben. Unter den angegebenen Bedingungen dauert die Entwicklung einer Zucht vom Ansetzen bis zum Schlüpfen der ersten Falter 4 Wochen. Davon entfallen 4–5 Tage auf die Embryonalentwicklung und 5–6 Tage auf die Puppenruhe. So sind bisher gegen 100 Generationen aufgewachsen, ohne daß eine dauernde Minderung der Vitalität der Stämme aufgetreten wäre.

Für die Fortzucht der Stämme und für Kreuzungen sind stets frisch geschlüpfte Tiere verwandt worden. Die beste Fertilität haben die ersten in jeder Zucht schlüpfenden Falter. Paart man früh und spät geschlüpfte Tiere aus der gleichen Zuchtschale, so zeigt sich, daß es die Weibchen sind, deren Fertilität bei spätem Schlüpfen vermindert ist. Für die Benennung der Kreuzungen werden die Nummern der Inzuchtschlämme verwendet (z. B. 7 × 12). Die zuerst genannte Nummer bezeichnet die Stammeszugehörigkeit des Weibchens.

Störend für die Arbeit mit den Zeichnungsmerkmalen ist die große Lebhaftigkeit der Imagines. Diese, wie das Paarungsspiel der Männchen, verursacht rasche Schuppenverluste. Deshalb ist man genötigt, unter Berücksichtigung des Tagesperiodik des Schlüpfens (Maximum nachmittags), mindestens zweimal täglich die frisch geschlüpften Falter aus den Zuchten zu entfernen. In den Kühlschränken verhalten sich die Tiere ruhig. Aufbewahren toter Falter ist ungünstig, weil das reichlich vorhandene Fett in die Schuppen eindringt und eine Untersuchung der Zeichnungspäne dann nur noch nach Extraktion mit Alkohol und Äther möglich ist. Daher empfiehlt es sich, die Flügel stets sofort zu konservieren (Aufkleben auf Objektträger oder Cellophankärtchen).

### Die Färbung und Zeichnung.

Die Beschreibung einer Schmetterlingszeichnung ist heute nur im Zusammenhang mit den Arbeiten HENKES möglich. Darum sollen hier zunächst einige allgemeine Grundlagen der Gliederung der Flügelzeichnung, soweit sie zur Zeit als für *Plodia* wichtig erscheinen, mit den meist von HENKE eingeführten Bezeichnungen gebracht werden. Sie sind den grundlegenden Arbeiten von HENKE (1936, 1943, 1948) und HENKE und KRUSE (1941) entnommen, auf welche bezüglich gründlicher Behandlung der vergleichenden Morphologie von Schmetterlings-Zeichnungsmustern und weiterer Literaturangaben ausdrücklich verwiesen sei.

Unter den Feldgliederungsmustern, welche die gemusterte Fläche in verschiedenwertige Felder aufteilen, werden 3 Typen unterschieden. Zum 1. Typ gehören diejenigen Grenzmuster, bei denen verschiedenwertige (z. B. verschiedenfarbige) Felder ohne Ausbildung besonderer Randdifferenzierungen aneinander grenzen. Beim 2. Typus sind Randbildungen in Ein- oder Mehrzahl vorhanden.

Der 3. Typus zeigt zwar Randstrukturen an den Feldgrenzen, aber die Farbunterschiede der Felder fehlen, so daß auf das Vorhandensein verschiedenwertiger Felder nur auf Grund morphologischen Vergleiches mit ähnlichen Formen oder experimenteller Befunde geschlossen werden kann. Es können auf dem Flügel unter den vorhandenen Feldgliederungen verschiedene von diesen Typen gleichzeitig realisiert sein und die gleiche Musterart kann bei verschiedenen Objekten in der Form verschiedener Typen ausgebildet sein.

Die Querbinden, welche mindestens vorläufig für *Plodia* wichtig sind, sind in dem Schema von HENKE (Abb. 1a) enthalten. Man kann sich die Entstehung der jeweils symmetrisch zu einer nahe der Flügelmitte gelegenen Symmetrieebene

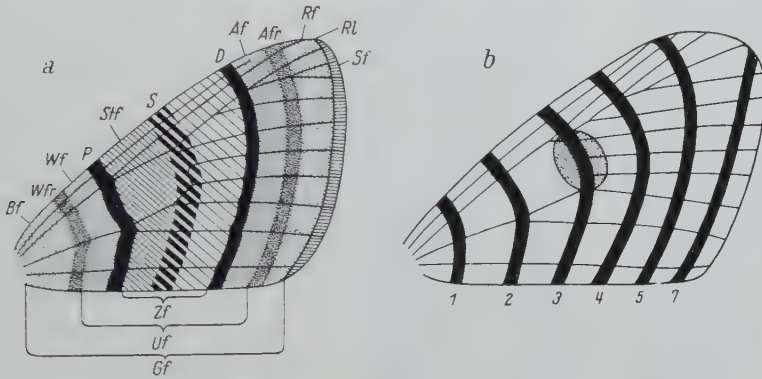


Abb. 1 a u. b. Schema der Querbindenzeichnung. a Musterfelder und Feldgrenzenmuster, die für den Vergleich mit *Plodia* wichtig sind. b Die Musterorte. Musterfelder: Af Außenfeld, Bf Basalfeld, Gf Grundfeld, Rf Randfeld, Sf Saumfeld, Stf Schattenfeld, Uf Umfeld, Wf Wurzelfeld, Zf Zentralfeld. Zeichnungselemente der Feldgrenzen: Afr Außenfeldrand, D Distalbinde, P Proximalbinde, Rl Randlinie, S Schatten, Wf Wurzelfeldrand. 1—7 Nummern der Musterorte. 6 (Apikallinie) und 8 (Saumlinie) sind nicht eingezeichnet, weil für *Plodia* bisher bedeutungslos. Das punktierte Feld in b bezeichnet einen Musterfeldort, auf dem Diskoidalquaderzeichnungen verwirklicht werden. — Nach HENKE 1948 (a und b abgeändert).

angeordneten Bindenpaare in der Weise vorstellen, daß 4 Gliederungssysteme einander überlagern. Jedes von diesen gliedert den zentralen Teil des nächstgrößeren in 2 oder 3 Felder. Dabei ergibt sich ein Bild, als seien diese Feldgliederungssysteme in der Reihenfolge vom kleinsten zum größten nacheinander jedes im zentralen Teil des nächstgrößeren entstanden, und als habe die Bildung eines jeden neuen Zentralteiles den Feldcharakter dieses Teiles gegenüber dem der peripheren Teile des jeweiligen Systems modifiziert. Nachgewiesen ist ein solcher Vorgang nur für die Entstehung des Zentralfeldes und des Schattenfeldes (KÜHN und v. ENGELHARDT 1933, 1936; HENKE 1933, 1943). Die 4 Gliederungssysteme, als deren Ausdruck die Querbinden auftreten, wären danach entsprechend der Abb. 1a: 1. Grundfeld/Saumfeld, 2. Umfeld/Grundfeld, 3. Zentralfeld/Umfeld, 4. Schattenfeld/Zentralfeld. Die vergleichend morphologische Analyse zahlreicher Zeichnungsmuster sowie Experimentalergebnisse am Symmetriesystem der Mehlmotte (KÜHN und HENKE 1936) rechtfertigten den Schluß, daß vorgebildete Orte auf dem Flügel vorhanden sind, auf denen die Feldgrenzen der Feldgliederungsmuster bevorzugt lokalisiert werden. Das Schema dieser „Grenzmusterorte“ nach HENKE und KRUSE (1941) ist auf Abb. 1b wiedergegeben. Diese Musterorte bilden zwar in der Reihenfolge ihrer Numerierung bevorzugte Orte



der Lokalisation von Wurzelfeldrand, Proximalbinde, Schattenbinde, Distalbinde, Außenfeldrand und Randlinie. Die Zuordnung von Musterart zu Musterort ist aber keineswegs absolut. Eine Binde kann sogar in verschiedenen Zonen ihres Verlaufes mehrere Musterorte besetzen und es können mehrere Feldgrenzen auf einem Musterort zusammenfallen. Indem man für die Feldgrenzen bevorzugte Grenzmusterorte angibt, legt man auch für die Felder selbst bevorzugte „Musterfeldorte“ fest. Diese sind im Schema Abb. 1b nicht benannt. Dort ist nur der Musterfeldort auf der Diskoidalquerader eingetragen, welcher nicht durch einen



Abb. 2 a u. b. Glanzlichter auf den Bindenschuppen.  
a Stamm 1, b Stamm 8.

Grenzmusterort an seiner Peripherie, sondern durch seine Lage über der Diskoidalquerader gekennzeichnet ist. Die feste Lagebeziehung zur Diskoidalquerader (also zur grobmorphologischen Struktur des Flügels) bedingt, daß die an diesen Ort gebundenen Zeichnungsteile als „abhängige Muster“ bezeichnet werden.

Ein Zeichnungsmuster ist bei *Plodia* nur auf dem Vorderflügel vorhanden. Mehrere voneinander weitgehend unabhängige Feldgliederungssysteme sind ausgebildet. Durch deren Überlagerung entsteht das Farbmuster. Die Systeme sind: Das Querbindensystem, das Ocellarsystem, das Farbsystem und das Marginalsystem.

*Das Querbindensystem.* Die Gesamtheit der Feldgliederungssysteme, welche die Ausbildungen der Querbinden als Grenzbildungen hervorrufen, bezeichne ich als das Querbindensystem. Da sich aus Teilsystemen aufbaut, ist das Querbindensystem ein System höherer Ordnung. Mit einigem Vorbehalt können die einzelnen Querbinden von *Plodia* auf das HENKESCHE allgemeine Schema der Schmetterlingszeichnung bezogen werden.

Betrachtet man einen wildfarbigen Flügel mit schwachen Binokularvergrößerungen, so sieht man, daß bei Lichteinfall unter geeignetem Winkel vom distalen Ende her die schwarzen Querbinden durch Reflexion des Lichtes stark aufleuchten. Sie heben sich auch dadurch besonders stark vom Untergrunde ab (Abb. 2). Dieses Aufleuchten wird durch einen morphologisch besonders differenzierten Schuppentypus bewirkt. Die reflektierenden Schuppen in den Querbinden sind länger als die Schuppen, welche den Untergrund der Bindenzeichnung bilden. Ihre Spitzen erheben sich über das Niveau des Untergrundes und sind leicht abwärts gebogen. Die konvexe Oberseite der Spitzen reflektiert das schräg einfallende Licht. Diese Schuppen werden als *Bindenschuppen* bezeichnet, weil die Querbinden aus ihnen aufgebaut sind. Sie werden den *Untergrundschuppen* gegenübergestellt, welche den überwiegend weiß-roten, aber auch schwarzes Pigment führenden Untergrund der Querbindenzeichnung bilden.

Die Bindenzeichnung verteilt sich über die ganze Länge des Flügels. Die Musterelemente, aus welchen sie sich zusammensetzt, zeigen auffallende Lagebeziehungen zu den Musterorten, welche HENKE und KRUSE für Großschmetterlinge abgeleitet haben (Abb. 1b). Abb. 3 a und b bringt eine mögliche Deutung der Querbinnenzeichnung von *Plodia* nach den Grenzmusterorten. Die Binden *P* (proximale) und *D* (distale Querbinde) auf den Musterorten 2 und 4 sind Glieder eines zentralen Symmetriesystems. Die Deutung dieses Teiles der Zeichnung stützt sich außer auf den Vergleich mit den Schemas auf entwicklungsphysiologische Versuche, die weiter unten erwähnt werden. Die Querbinden sind nicht gegliedert (wie z. B. bei *Ephestia* in schwarze und weiße Zonen). Im Zentralfeld liegt ein ebenfalls aus Bindenschuppen aufgebautes Zeichnungselement. Bei stark gezeichneten Flügeln erscheint es als eine Querbinde, die parallel zum Vorderrande des Flügels stark verbreitert ist. Daß diese Binde auf den naturalistischen Bildern den Flügelvorderrand nicht zu erreichen scheint, wird durch die Umfärbung ihres randnahen Teiles im Bereich des unten zu beschreibenden Marginalfeldes bewirkt. Durch die Aussparung des hellen Diskoidalqueraderfleckes inner-

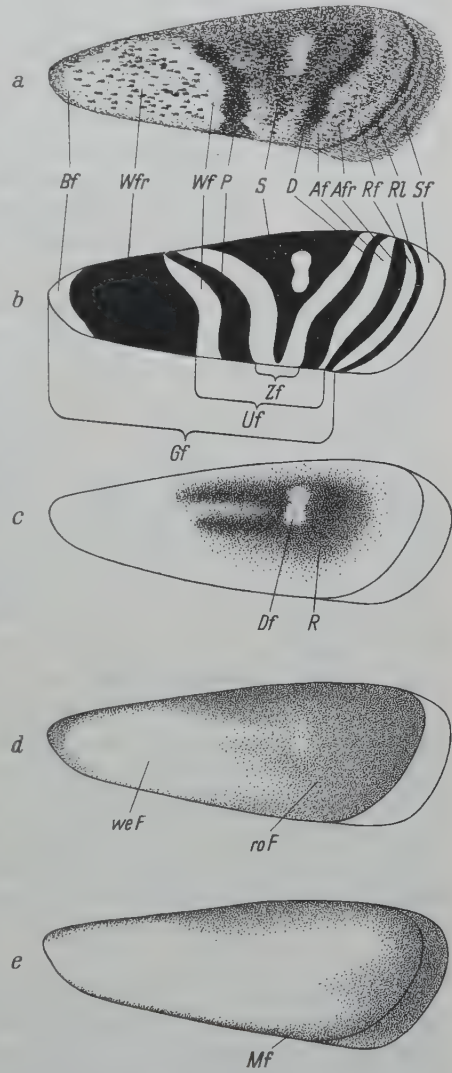


Abb. 3a—e. Das Zeichnungsmuster von *Plodia interpunctella*. a Ein wildfarbiger Flügel. b Schema des Querbinsensystems. c Schema des Ocellarsystems mit Angabe der Lage der beiden Helligkeitsmaxima auf der Diskoidalquerader. d Schema des Farbsystems. e Schema des Marginalsystems. Af Außenfeld, Afr Außenfeldrand, Bf Basalfeld, D Distalbinde, Df Diskoidalqueraderfleck, Gf Grundfeld, Mf Marginalfeld, P Proximalbinde, R Ring, Rf Randfeld, RL Randlinie, roF rotes Feld, S Schatten, Sf Saumfeld, Uf Umfeld, weF weißes Feld, Wf Wurzelfeld, Wfr Wurzelfeldrand, Zf Zentralfeld.

halb dieser Binde erhält sie den Charakter eines Dreieckes, das quer zur Längsachse des Flügels gestreckt ist. Die Variabilität dieses Zeichnungselementes ist zwischen den Inzuchtstämmen groß. Es kann bis auf geringfügige Reste reduziert sein. Das distale Umfeld oder „Außenfeld“ wird distal durch ein Musterelement begrenzt, welches nach seiner Lage auf dem Musterort 5 ein Außenfeldrand sein kann. Dieser wird von zum Teil weiß geränderten schwarzen Bindenschuppen gebildet, welche in so lockerem Verbande stehen, daß diese

Binde (besonders nach distal) gewöhnlich unscharf begrenzt erscheint. Weiter distal schließt sich daran die schmale als „Randfeld“ gedeutete Zone an, welche von den Randschuppen begrenzt wird. Die erste Reihe der Randschuppen setzt sich in der Pigmentierung bei wildfarbigen Tieren und besonders bei einer bestimmten Mutante (s. S. 65) gegen die anderen Randschuppen ab. Bei Wildfarbigen ist sie intensiver gefärbt. Sie wird daher als ein weiteres Zeichnungselement betrachtet. Das wäre nach dem Musterort 7 die „Randlinie“. In einem schmalen „Saumfeld“ in Gestalt der langen Randschuppen endet der Flügel distal. Im basalen Flügelteil ist im Anschluß an das schmale von Bindenschuppen freie „Wurzelfeld“ zur Flügelwurzel hin eine breite Zone vorhanden, in welcher in lockerem Verbande zahlreiche Bindenschuppen stehen, die nur zum Teil dunkel ausgefärbt sind. Diese Art der Schuppenanordnung und -ausfärbung gleicht in hohem Maße der des als Außenfeldrand angesprochenen Zeichnungselementes. Gewisse dennoch vorhandene Unterschiede zwischen den schwarzen Schuppen dieser Zeichnungselemente gehen auf die Wirkung einer weiteren überlagernden Feldgliederung, des Marginalsystems, und auf ein Gefälle in der Ausfärbungsstärke des ganzen Flügels zurück. Diese Zone wird wegen ihrer strukturellen Ähnlichkeit mit dem Außenfeldrand und ihrer Lage auf dem Musterort 1 als „Wurzelfeldrand“ gedeutet. Die Abgrenzung des Wurzelfeldrandes in proximaler Richtung ist noch unschärfer als die distale Grenze des Außenfeldrandes, so daß das „Basalfeld“, soweit vorhanden, sehr klein ist. Das als Wurzelfeldrand angesprochene Musterelement gleicht infolge seiner Breite mehr einem Felde als einer Binde. Grundsätzlich entsteht dadurch aber keine Deutungsschwierigkeit, besonders nachdem HENKE und KRUSE gefunden haben, daß „anfangs linienartige Musterbildungen in eigene Musterfelder übergehen“ können und HENKE (1943) bei den Männchen von *Lymantria mathura* f. *aurora* eine musterfeldartige Ausbildung gerade des Wurzelfeldrandes feststellte.

Wenn im folgenden die hier abgeleiteten Benennungen für die Elemente der Querbindenzeichnung gebraucht werden, so kann das nur mit Vorbehalt geschehen. Es sind andere Deutungen denkbar (s. Schema für *Ephesia* und andere Pyraliden bei HENKE und KRUSE). Für eine endgültige Entscheidung ist aber die vergleichende Analyse weiterer Pyralidenmuster notwendig. Aus der Lokalisation einer Binde kann nicht zwingend auf deren vergleichend morphologischen Wert geschlossen werden. Lediglich das zentrale Symmetriesystem mit seinem Grenzmuster, den Querbinden *P* und *D*, ist sicher den Zentralkernen anderer Objekte homolog.

*Das Ocellarsystem.* Mit dem Querbindensystem ist die schwarze Zeichnung noch nicht erschöpft. Bei manchen Stämmen stehen im Zentralfelde schwarze Schuppen im Untergrunde, die im Gebiet der Ränder der Diskoidalzelle ein die Querbinden *P* und *D* verbindendes Zeichnungselement aufbauen. Es handelt sich dabei um einen Bestandteil der Zeichnung, der beim wildfarbigen Flügel durch die Komponenten des Querbindensystems *P*, *S* und *D* (Abb. 3) weitgehend verdeckt wird. Nur bei gewissen Laboratoriumsstämmen ist es voll sichtbar. Diesen Stämmen fehlen infolge Reinzucht bestimmter Mutationen die Bindenschuppen und damit die an diese gebundenen Anteile der schwarzen Zeichnung. Die dadurch hervortretende schwarze Zeichnung des Untergrundes ist eine Randbildung des Diskoidalqueraderfleckes. Sie wird als der „Ring“ bezeichnet. Ist



dieser schwarze Rand auf Grund genetischer Variation nicht oder nur schwach ausgebildet, so ist gleichzeitig der Diskoidalqueraderfleck gelblich bis blaßrot und hat zwei kleine Helligkeitsmaxima auf den beiden Enden der Diskoidalquerader. Ist der schwarze Rand stark, so ist der Diskoidalqueraderfleck rot und die beiden Helligkeitsmaxima können fehlen (Abb. 3 c). Diese Verhältnisse legen die Deutung nahe, daß der Diskoidalqueraderfleck zusammen mit dem Ring ein exzentrischer und zugleich bizentrischer Ocellus ist. Seine maximale Gliederung wäre bei schwacher Differenzierung des schwarzen Ringes von innen nach außen: gelb-rot-schwarz. Die Randstruktur des Diskoidalqueraderfleckes hat bei anderen Objekten selten eine so weite Ausdehnung wie bei *Plodia*. Auf dem Hinterflügel von *Telega polyphemus* hat HENKE (1936) eine Randbildung des Diskoidaladerocellus festgestellt, die in der Form und der proximalen Abgrenzung weitgehend den hier vorliegenden Verhältnissen entspricht. Nur selten (bei stärkster Ausprägung) ist der Ring ganz geschlossen. Meist ist er über der Diskoidalzelle mehr oder weniger offen. Vor und hinter dem Mittelfleck ist er nur schmal. Die Adern  $r$  und  $cu^1$  (Abb. 4) begleitet er bis an die Proximalbinde heran (Abb. 3c). Schließt sich der Ring über der Diskoidalzelle, so geschieht das bevorzugt in unmittelbarer Nähe des Mittelfleckes. Die Begrenzung des Ringes nach proximal und distal zeigt Beziehungen zu den Musterorten 2 und 4. Der Diskoidalqueraderocellus bildet den gegenüber der übrigen Flügelfläche ausgezeichneten Anteil eines besonderen Gliederungssystems, des „Ocellarsystems“. Infolge seiner Lagebeziehungen zu den Flügeladern ist dieses ein abhängiges Muster.

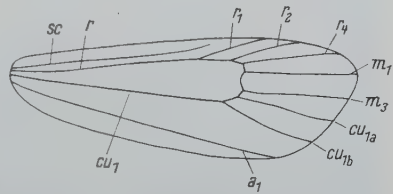


Abb. 4. Die Adern des *Plodia*-Flügels. Deutung im Anschluß an COMSTOCK und NEEDHAM nach LEMCHE 1945.  $a_1$  Analis 1.  $cu$  Cubitus,  $m$  Media,  $r$  Radius,  $sc$  Subcosta.

**Das Farbsystem.** Unabhängig von der schwarzen Zeichnung bewirkt ein Färbungsunterschied eine weitere Gliederung der Flügelfläche. Der wurzelnahe Teil des Flügels ist gelblichweiß, der distal daran anschließende Teil rot. Dieses Gliederungssystem bezeichne ich als das „Farbsystem“ (Abb. 3d). Die quer über den Flügel verlaufende Grenze zwischen Weiß und Rot fällt beim wildfarbigen Flügel mit der proximalen Querbinde zusammen (Abb. 3a). Nahe dem Vorderrande wendet sich die Grenze jedoch flügelwurzelwärts, so daß der Vorderrand bis zur Basis des Flügels einen schmalen roten Saum trägt. Ganz an der Wurzel wird das Weiß noch vom Rot umfaßt. Bei gut erhaltenen Flügeln kann man die rote Umrandung des weißen Feldes bis zum Hinterrand verfolgen. Dabei zeigt das Rot der Flügelbasis ein Gefälle der Ausfärbungsintensität vom Vorder- zum Hinterrande hin. Wie am Vorderrande, so bricht auch am Hinterrande das Rot des distalen Flügelteiles nicht an der Proximalbinde ab. Auf dem äußersten Rande des Flügels stehen an diese Binde wurzelwärts anschließend rote Schuppen. Bis zur Flügelwurzel hinunter wird das Rot in gleichmäßigem Gefälle immer blasser und der Verband der roten Schuppen immer mehr aufgelockert, so daß nahe der Flügelwurzel am Hinterrande nur noch einzelne blaßrote Schuppen eingestreut sind. Am wildfarbigen Flügel ist die Beobachtung des Farbsystems zwar möglich, aber durch die schwarze Zeichnung sehr erschwert. Der durch Selektionszucht entstandene Stamm 2, der außer der Randlinie keine schwarze Zeichnung

(auch keine Bindenschuppen) entwickelt, wohl aber die Feldgliederung des Farbsystems vollzieht, bietet weit günstigere Beobachtungsbedingungen für dieses System. Der erste der Testflügel auf Abb. 19 gehört diesem Stamme an. Nur 25% der Tiere des Stammes 2 besitzen vereinzelte, mehr oder weniger schwarz gefärbte Schuppen. Bei allen anderen sind nur die Randschuppen schwarz. Auch diese sind relativ blaß. Eine bestimmte Grenzlinie zwischen Weiß und Rot kann für diese Flügel nicht angegeben werden. Fließend gehen die Felder in der Mitte des Flügels ineinander über. Eine etwas schärfere Abgrenzung ist manchmal, wie auf dem erwähnten Flügel (Abb. 19), über der Diskoidalzelle vorhanden, wo das weiße Feld in der Richtung auf den Mittelfleck zu in das Rot hineingreift. Meist ist aber auch dieses Areal mit verstreut stehenden roten Schuppen durchsetzt, so daß auch hier keine Grenzlinie auftritt. Während die weiße Fläche völlig einheitlich gefärbt ist, zeigt das Rot in seiner ganzen Ausdehnung ein Gefälle der Bestandsdichte der roten Schuppen. Die Anordnung des Gefälles ist auf Abb. 3 d schematisch dargestellt. Am intensivsten ist das Rot am Vorder- und Außenrande. Von dort her nimmt es in den beiden Richtungen zum Hinterrande und zur Flügelwurzel hin ab. Ein schwaches Maximum erscheint auch unmittelbar am Hinterrande. Es setzt sich in den roten Saum, der die Flügelwurzel erreicht, fort. Auch am Vorderrande reicht das Rot, hier aber mit intensiv gefärbten Schuppen, bis auf die Flügelwurzel hinunter. Weitere Maxima liegen noch im Zuge der Adern  $r$  und  $cu_1$ . Dadurch entsteht beim Stamm 2 ein in bestimmter Weise gezackter Verlauf der unscharfen gegenseitigen Abgrenzung der beiden Felder. Eine Begünstigung der Rotausfärbung über den Adern kommt auch in der gelegentlich auftretenden Aderzeichnung im distalen Flügelteil (vgl. S. 60) zum Ausdruck. Die stärkere Ausbreitung des Rot bis zur Proximalbinde beim wildfarbigen Tier im Vergleich mit Stamm 2 verrät einen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Feldgliederungssystemen, auf den erst weiter unten eingegangen werden soll. Die Feldgliederung des Farbsystems gehört also dem ersten Typ der Grenzmuster nach HENKE an. Eine gleichartige Gliederung ist bei anderen Objekten noch nicht beschrieben worden. Topographisch und in seinem Charakter als Typ 1 ist das „zentralfeldähnliche Feld“ der Noctuiden und Saturniden dem weißen Felde von *Plodia* sehr ähnlich. Musterfelder mit Gefälldenatur hat HENKE verschiedentlich beobachtet und besonders für die Saturniden das Vorkommen von Feldgrenzen in der Form ausgedehnter Gefälle beschrieben.

In ihrem Schuppenbestande zeigen rotes und weißes Feld bei wildfarbigen Tieren einen charakteristischen Unterschied. Rote Schuppen sind im typischen Falle Untergrundschruppen. Ausnahmen ergeben sich, wenn unter dem Einfluß bestimmter Mutationen die schwarze Zeichnung nicht voll ausgefärbt wird und in ihren Arealen Bindenschuppen von roter Farbe auftreten. Im weißen Felde finden sich bei Wildfarbigen viele weiße Bindenschuppen. Diese gehören dem Wurzelfeldrande an. Dementsprechend ist der distale Rand dieses Feldes, der an die Proximalbinde grenzt (das Wurzelfeld) und ein unscharf begrenztes Feld an der Basis des Flügels (das Basalfeld) frei von ihnen. Diese Bindenschuppen stehen immer in gemischtem Verbande mit vielen Untergrundschruppen. Im Gegensatz zu anderen mit Bindenschuppen bestandenen Arealen des Flügels finden sich im weißen Felde gehäuft auch Schuppen, die Übergangsformen zwischen Binden und Untergrundschruppen darstellen. Ihre Spitzen sind ent-

sprechend weniger gekrümmt. Soweit farbig oder schwarz gefärbte Schuppen im weißen Felde stehen, handelt es sich um Bindenschuppen. Selbst wenn sehr viel dunkle Schuppen vorhanden sind, bleiben doch einzelne Bindenschuppen im weißen Felde immer weiß.

*Das Marginalsystem.* Das Marginalsystem drückt sich in einer Feldgliederung aus, welche erst bei Anwendung von Binokularvergrößerungen zu erkennen ist. Es setzt den Rand durch besondere Differenzierung der Schuppenfärbung gegen die übrige Fläche des Flügels ab. Die Differenzierung des Randes als eines besonderen Feldes, des „Marginalfeldes“ (Abb. 3e) ist am Vorderrande besonders sinnfällige. Hier kann ein Vergleich mit dem Vorderrandfeld anderer Objekte gezogen werden. Besonders das Vorderrandfeld des Hinterflügels bei Saturniden (HENKE 1936) zeigt in seiner Färbung und der Modifizierung überlagerter Teile des Zeichnungsmusters Ähnlichkeiten mit den Verhältnissen bei *Plodia*. Das gesamte Marginalfeld ist bei *Plodia* durch das Auftreten weißer Schuppenspitzen und eine Verdünnung des Pigmentes der schwarzen Schuppen gegenüber der übrigen Flügelfläche ausgezeichnet. Wesentlich ist dabei, daß beide Phänefällecharakter haben. Die weißen Ränder der Schuppen sind am äußer-

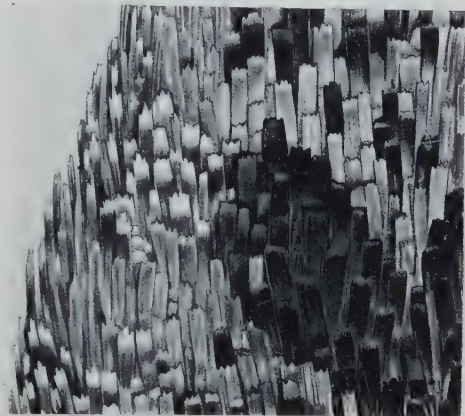


Abb. 5. Ausschnitt aus dem Flügelvorderrande mit dem Ende der Distalbinde. Vergr. 110 ×.  
Zeichnung E. FREIBERG.

sten Rande des Flügels am breitesten und auch am schärfsten abgesetzt. Gegen die Flügelmitte hin werden sie schmaler und undeutlicher und gehen meist völlig stufenlos in die einheitlich gefärbten Schuppen über. Nicht alle Schuppen im Marginalfelde tragen weiße Spitzen und an den Bindenschuppen sind diese viel häufiger als an den Untergrundschuppen (Abb. 5). Auch greift die Differenzierung weißer Spitzen an den Bindenschuppen viel tiefer in die Flügelfläche hinein als an den Untergrundschuppen. So entsteht das Bild eines Gefälles von Entwicklungsbedingungen, welche die weißen Spitzen begünstigen, und einer niedrigeren Schwelle der Reaktion auf dieses Gefälle bei den Bindenschuppen. Die Aufhellung des Pigmentes der schwarzen Schuppen ist ebenfalls am äußersten Rande des Flügels am stärksten. Sie führt hier bei den Stämmen mit schwacher Pigmentierung zur völligen Auslöschung des Schwarz. Im Grenzgebiet des Marginalfeldes zur Flügelmitte hin ist die Aufhellung der schwarzen Schuppen nur noch gering. Auch das Marginalfeld zeigt somit Gefällecharakter. Die Breite des Marginalfeldes ist im Verlauf des Flügelrandes recht ungleich. Wie Abb. 3e zeigt, greift es vom Vorder- und Außenrande her viel tiefer in die Flügelfläche hinein als vom Hinterrande her. Es ist aber doch am ganzen Hinterrande, wenn auch manchmal nur am äußersten Saum erkennbar. Wo es aber vom Hinterrande her die Querbinden überlagert, ist seine Wirkung auf diese die gleiche wie am Vorderrande. Der den Außenrand des Flügels begleitende Teil des Marginalfeldes ist durch die besondere Lage seiner Grenze interessant. „Sektorialfelder“, wie



sie LEMCHE (1937) und HENKE und KRUSE an anderen Objekten beobachtet haben, treten als ungeränderte Feldgliederungsmuster auf und bilden vom Flügelaußenrande her in die Flügelfläche vorstoßende Sektoren, die als Umfärbungsfelder differenziert sind. Bevorzugt liegen sie in der mittleren Region des Flügelaußenrandes. Beim Stamm 7, der starke Querbinden und viele schwarze Schuppen im Außenfeldrande führt, erreicht das Marginalfeld von distal her mit einer vorgeschobenen Spitze die Distalbinde. In der Zeichnung Abb. 21 (Stamm 7) ist die dadurch entstehende Aufhellung der mittleren Region der Binde *D* von distal her angedeutet. Das Marginalfeld folgt damit der Lage des Sektorialfeldes und deutet so die weitere Verbreitung eines hier vorliegenden Musterfeldortes an. Daß aber für diesen Musterfeldort keine scharfen Grenzen angegeben werden können, sondern daß er mit einer gefälleartig beschaffenen Differenzierung zusammenhängen muß, welche mindestens über einen großen Teil des Flügels reicht, wird in anderem Zusammenhang auf S. 87 begründet.

Direkte Lagebeziehungen der Zeichnung zum Geäder des Flügels sind bei *Plodia* nur spärlich vorhanden. Das Ocellarsystem steht in fester Beziehung zur Diskoidalquerader und zu den Längsadern *r* und *cu*<sub>1</sub>. Die Querbinden zeigen auch bei sehr schwacher Ausbildung kein Zusammenziehen auf costale oder intercostale Fleckenreihen. Der leichte Knick im Verlauf der Distalbinde liegt aber stets auf der Ader *cu*<sub>1b</sub>. Auf Flügeln von mittlerer oder schwacher Ausfärbungsstärke tritt oft eine leichte Aderzeichnung auf, indem die Färbung des Untergrundes über den Adern *m*<sub>1</sub>, *m*<sub>3</sub>, *cu*<sub>1a</sub> und *cu*<sub>1b</sub> auf den distalen  $\frac{2}{3}$  ihres Verlaufes (oder auch auf ihrer ganzen Länge) etwas intensiviert ist. Das kommt bei Flügeln mit und ohne Querbindenzeichnung vor.

### Die genetische Variabilität der Färbung und Zeichnung.

Binden- und Untergrundschuppen in geordneter Lokalisation und Ausfärbung bauen das Zeichnungsmuster auf. Seine vielfachen genetisch bedingten Variationen beruhen auf Abänderungen sowohl der Lokalisation bestimmter Schuppentypen als auch der Ausfärbung der Schuppen. Beides variiert genetisch erheblich. Es sind Mutationen aufgetreten, welche sich allein oder bevorzugt an bestimmten Systemanteilen der Zeichnung manifestieren, und solche, deren Wirkung im gesamten Muster hervortritt.

#### *Die Farbmutation g.*

Schon in den ersten Generationen der *Plodia*-Zuchten traten Tiere auf, welche auf den Flügeln und am Körper gelbe Schuppen an Stelle der roten trugen. Diese gelben Tiere lieferten sofort reinzüchtend gelbe Nachkommenschaft. Es handelte sich um eine Mutation, die von den vorhandenen Schuppenpigmenten nur das rote sinnfälliger beeinflusst. Ihre Wirkung betrifft also auf dem Flügel in erster Linie das Farbsystem. Ob der an Stelle des roten erscheinende gelbe Farbstoff aus dem Vorstufenmaterial des Rot durch einen abgeänderten Entwicklungsgang entsteht, oder ob das Gelb eine ohnehin in den Schuppen anwesende Komponente ist, die nur durch den Ausfall des Rot sichtbar gemacht wird, ist unbekannt. Das weiße Feld (Basalfeld + Wurzelfeldrand + Wurzelfeld) gelbschuppiger Tiere unterscheidet sich nicht von dem Wildfarbiger. Die schwarze Zeichnung zeigt in gewissen Kreuzungen eine genetische Beziehung der Ausfärbungsstärke zur Gelbschuppigkeit.

Zahlreiche, zum Teil in anderem Zusammenhange durchgeführte Kreuzungen zeigten, daß die Gelbfärbung durch eine *rezessive Mutation* bedingt ist. Diese hat die Bezeichnung *g* erhalten (Tabelle 1). Die Heterozygoten sind zwar rot, aber gegenüber Wildfarbigen leicht aufgehellt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der gelben Tiere liegt in einer bestimmten Kreuzung (Stämme 4 und 7) etwas über der der roten (Weibchen: gelb  $36.3 \pm 0.9$ , rot  $38.4 \pm 0.5$  Tage; Männchen: gelb  $33.8 \pm 0.9$ , rot  $36.1 \pm 0.6$  Tage). Tabelle 1 bringt die Spaltzahlen verschiedener Kreuzungen. Meist tritt keine signifikante Abweichung vom 3:1-Verhältnis auf. In den zwei Kreuzungen, in denen eine solche erscheint, ist rot gegenüber gelb benachteiligt. Unterschiede dieser Art zwischen den Kreuzungen sind nicht überraschend, weil Einflüsse weiterer Gene der verschiedenen Stämme wahrscheinlich sind. Eine klare Beziehung zeigt sich z. B. zwischen den Vitalitätswirkungen der Mutationen *g* und *R* (*R* s. S. 62). Die für die Gene *g* und *R* dihybride Kreuzung der Stämme 4 und 7 liefert in  $F_2$  eine Spaltung, welche vom theoretischen (nach

Tabelle 1. Spaltzahlen der Mutation *g*.

Gekreuzte Stämme		$F_2$ -Spaltung		Vergleich mit der Erwartung		n
rot	gelb	rot	gelb	Differenz	maximale Zufallsdifferenz	
7	12	2,96	1,04	0,04	0,22	595
8	12	2,99	1,01	0,01	0,16	1112
1	10	2,96	1,04	0,04	0,22	588
2	10	2,96	1,04	0,04	0,26	430
3	10	2,95	1,05	0,05	0,23	551
9	10	2,73	1,27	0,27	0,24	594
1	5	2,62	1,38	0,38	0,38	247
7	4	3,04	0,96	0,04	0,12	1696

Tabelle 1 und 3 erwarteten 9:3:3:1-Verhältnis abweicht (Tabelle 2). Die Berechnung unter Bezug auf 16 läßt das noch nicht sichtbar werden (s. obere Hälfte der Tabelle), weil als Folge dieses Verfahrens der Ermittlung relativer Häufigkeiten neben dem Defizit der stärker benachteiligten ein Überschuß bei den Gruppen entsteht, deren Ausfälle während des Aufwachsens relativ gering sind. Dadurch wird bei keinem Phänotypus die Abweichung von der Erwartung so groß, daß sie die mögliche Zufallsdifferenz überschreitet. Klarere Differenzen, jedoch ebenfalls nur relative Werte für die Vitalität der Gruppen erhält man, wenn man von der Gruppe mit dem geringsten Ausfall (hier  $R^+R^+gg$ ; bei Bezug auf 16 beträgt der Überschuß gegenüber der Erwartung 8%) ausgeht, diese der theoretischen Verhältniszahl gleichsetzt, die danach zu erwartende Gesamtzahl (hier 1840) feststellt und nun ausrechnet, wieviel Prozent von dieser Summe in den einzelnen Gruppen gefunden werden (untere Hälfte der Tabelle). Die Voraussetzung ungestörter Befruchtungswahrscheinlichkeit im Verhältnis 9:3:3:1 liegt diesem Verfahren wie dem des Bezugs auf 16 zugrunde. So berechnet erscheint in der Gruppe

Tabelle 2. Aufspaltung in der Kreuzung der Stämme 4 und 7.  $n = 1696$ .

	$g^+R$	$ggR$	$g^+R^+R^+$	$ggR^+R^+$
Anzahl (absolut) . . . . .	989	289	303	115
Prozent von 1696 . . . . .	58,3	17,0	17,9	6,8
Erwartung in Prozent . . . . .	56,1	18,7	18,7	6,3
Differenz zwischen Befund und Erwartung . . . . .	2,2	1,7	0,8	0,5
Maximale Zufallsdifferenz . . . . .	3,6	2,8	2,8	1,8
Prozent von 1840 (d. h. bezogen auf $115 \cdot 16$ ) . . . . .	53,8	15,7	16,5	6,3
Differenz gegen die Erwartung . . . . .	2,3	3,0	2,2	—
Maximale Zufallsdifferenz . . . . .	3,5	2,7	2,7	—

$ggR$  ein Defizit, das die maximale Zufallsdifferenz überschreitet. Die in dieser Weise gefundenen Differenzen sind ja Mindestabweichungen. Sie wären absolute Werte der Aufwachsvitalität, wenn man annehmen dürfte, daß in der zugrunde gelegten  $1/16$ -Gruppe kein Ausfall eingetreten sei. Die wirklichen Fehlbeträge sind daher auch in den anderen Gruppen jedenfalls größer als die Differenzen in der Tabelle. Es ist darum nicht ausgeschlossen, daß auch die Differenz in der Gruppe  $g^+R^+R^+$  eine Vitalitätsminderung anzeigt, denn sie kommt der maximalen Zufallsdifferenz sehr nahe. Die kombinierte Wirkung der beiden Allele  $g$  und  $R$  bewirkt also eine relative Vitalitätsminderung gegenüber den Genotypen, die nur eine der beiden Mutationen manifestieren, daß auch die Kombination der beiden Wildphäne ( $g^+R^+R^+$ ) mit einer relativen Vitalitätsminderung verknüpft sei, kann man nur vermuten. Vom Wildtyp her beurteilt, verursacht also in dieser Kreuzung jede einzelne der beiden Mutationen eher eine Begünstigung, jedenfalls aber keine Schädigung der Vitalität. Erst durch ihre kombinierte Wirkung tritt ein Nachteil für den Träger auf.

Um festzustellen, ob bei der Pigmentbildung durch  $g$ - und  $g^+$ -Gewebe eine gegenseitige Beeinflussung durch diffusible Stoffe auf dem Blutwege möglich ist, wurden *Parabiosen* zwischen  $g$ - und  $g^+$ -Puppen hergestellt. Außerdem wurden *Transplantationen* von Epidermisstücken zwischen gelb- und rotschuppigen Tieren wechselseitig ausgeführt. Die parabiotisch vereinigten Tiere verwachsen gut miteinander und beenden die imaginale Differenzierung normal. Nur können sie nicht die Puppenexuvie verlassen. Die Hautimplantate wurden nach der von PIEPHO (1938) angegebenen Methode im letzten Raupenstadium ausgeführt. Sie führten erwartungsgemäß zur Entwicklung von inversen Epithelbläschen, welche sich nach innen häuteten und synchron mit der Schuppenbildung des Wirtes in das Lumen hinein Schuppen entwickelten. Im Parabioseversuch mit rot- und gelbschuppigen Tieren (Stämme 3 und 4) waren die Kopf an Kopf verbundenen Partner in 23 Fällen am Ende der Puppenruhe gut und in breiter Verbindung miteinander verheilt. Ihre Flügel zeigten jedoch die herkunftsgemäße Ausfärbung der Beschuppung. Der Partner vom Stamm 3 war rot und der vom Stamm 4 gelb. Im gleichen Sinne lag das Ergebnis der Transplantationen. Drei Implantate vom gelben Spender mit wohlentwickelten Schuppen hatten im rotschuppigen Wirt nur gelbe Schuppen differenziert. Rote Implantatschuppen im gelben Wirt entwickelten sich in 9 wohlausgebildeten Implantaten. Die Intensität ihrer Ausfärbung blieb allerdings hinter der Farbstärke am normalen Ort stehender roter Schuppen zurück. Danach kann noch nicht behauptet werden, daß den  $g$ -Puppen irgendeine Substanz für die normale Ausfärbung fehle. Es könnten auch besondere, nur in solchen Implantaten gegebene Entwicklungsbedingungen die Ausfärbung behindern. Spezielle Kontrollversuche müssen darüber noch entscheiden. Wenn also die Frage auch noch offenbleibt, ob die Rotausfärbung der Zufuhr  $g^+$ -abhängiger Stoffe aus dem Blut bedarf, so ist doch bewiesen, daß  $g^+$  Gewebe nicht auf dem Wege über das Blut die Ausfärbung von  $g$ -Schuppen veranlassen kann.

#### *Die Zeichungsmutation R.*

Auch  $R$  ist eine Mutation von überwiegend systemgebundener Wirkung. Durch  $R$  wird die *Entwicklung der spiegelnden Bindenschuppen nahezu vollständig blockiert*. An Stelle der Bindenschuppen entwickeln sich Untergrundsuppen, deren



Färbung dem Untergrund unmittelbar benachbarter Teile der Flügelfläche gleicht. Mit der Unterdrückung der Bindenschuppen verschwindet die gesamte an diese Schuppen gebundene Zeichnung, d. h. das Querbindensystem (Abb. 3b) mit Ausnahme der Randlinie. Die Randlinie ist zwar aus Schuppen eines besonderen morphologischen Typus, den kürzesten Randschuppen, aufgebaut. Diese unterscheiden sich aber klar von den Bindenschuppen. Die Gliederung in Grundfeld und Saumfeld bleibt somit bestehen, während die weiteren Felder des Querbindensystems durch das Fehlen der Grenzbildungen verschwunden sind. Infolgedessen erscheint bei den Trägern dieser Mutation der Ring als einziges außer der Randlinie manifestiertes schwarzes Zeichnungselement. Danach hat die Mutation die Bezeichnung *R* erhalten.

*R* ist dominant. *R/R*-Tiere haben keine Bindenschuppen oder nur ganz wenige dunkle Schuppen mit leicht gebogener Spitze, die Zwischenformen zwischen Binden- und Untergrundschuppen darstellen. Sie stehen fast ausschließlich am Orte des Außenfeldrandes und Wurzelfeldrandes, selten auch an beliebigen Stellen im Areal des Ringes. Ihre Färbung ist im allgemeinen dunkler als die des umgebenden Untergrundes. Sie sind meist mehr oder weniger schwarzverhüllt bis schwarz. Bei *+/R* sind diese Schuppen viel häufiger. Im Vergleich mit normalen Bindenschuppen tragen sie aber auch hier den Charakter von Hemmungsbildungen, sowohl in der Form und Größe, als auch in der Ausfärbung. Sie stehen besonders wieder im Außenfeldrand und Wurzelfeldrand und in den Teilen des Ringes, welche sich beim wildfarbigen Flügel mit irgendwelchen Komponenten des Querbindensystems decken. Meist sind außerdem über die ganze Länge der Querbindenorte *P* und *D* einzelne dieser Schuppen verteilt und in einigen Fällen kommen Reihen der bindenschuppenähnlichen Schuppen zustande, welche die beiden Bindenorte *P* und *D* markieren (Abb. 6). Daran zeigt sich, daß mindestens im *+/R*-Flügel Vorgänge ablaufen, welche die Grenzen des Zentralfeldes festlegen, selbst wenn diese Grenzen nur lückenhaft gekennzeichnet sind. Im Gesamtbild eines heterozygoten Flügels überwiegt der Ring vollständig. Die leichten Markierungen der Zentralfeldgrenzen sind in der Ausprägung niemals den Querbinden wildfarbiger Tiere auch nur ähnlich. Die Testserie auf Abb. 19 ist zum Teil nach *R*-Heterozygoten gezeichnet worden. Offenbar ist die *Determination der Morphogenese von Bindenschuppen eine Voraussetzung für die Querbindenausfärbung*, denn im *+/R*-Flügel werden trotz vorhandener Abgrenzung des Zentralfeldes keine Querbinden, etwa durch schwarze Ausfärbung von Untergrundschuppen, differenziert. Feldgliederungs- und Grenz-musterdetermination zeigen sich hier als zwar zusammenhängende, aber nicht identische Prozesse.

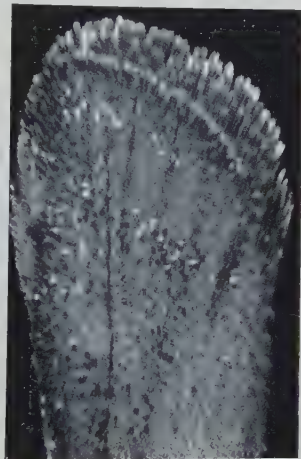


Abb. 6. Distale Hälfte eines *R*-heterozygoten Flügels mit einigen bindenschuppenähnlich differenzierten Schuppen am Ort der Distalbinde.

Ein weiteres von *R* beeinflusstes Phän ist die *Breite des Marginalfeldes*. Das Marginalfeld ist bei den *R*-homozygoten Inzuchtstämmen überall auf einen ganz

schmalen Saum reduziert. Der Gefälleenatur dieses Feldes folgend wechselt auf dem einzelnen Flügel die Breite auch dieses schmalen Saumes parallel zur Marginalfeldabgrenzung, die auf Abb. 3e angegeben ist. Selbst in den Zonen seiner größten Breite greift das Marginalfeld bei *R*-Tieren nur wenig in die Flügelfläche hinein: Parallel dem Vorderrande steht zwischen schwarzer Zeichnung und Marginalfeld ein breiter Streifen von roten Schuppen und bei den wenigen spiegelnden Schuppen, die diese Tiere im Außenfeldrand führen, finden sich nur ganz sporadisch weiße Spitzen. Die Abhängigkeit der Marginalfeldeinengung dieser Stämme vom Gen *R* und gleichzeitig die Dominanz von *R* auch für dieses Phän ist durch verschiedene Kreuzungen belegt.

Tabelle 3. Spaltzahlen der Mutation *R*.

Gekreuzte Stämme		$F_2$ -Spaltung		Vergleich mit der Erwartung		<i>n</i>
<i>R</i>	<i>R</i> <sup>+</sup>	<i>R</i>	<i>R</i> <sup>+</sup>	Differenz	maximale Zufalls-differenz	
2	10	3,03	0,97	0,03	0,24	430
3	10	3,01	0,99	0,01	0,22	551
4	7	3,01	0,99	0,01	0,14	1696

Beispiele für den monomeren Erbgang des Phänotypenpaares „Querbindenzeichnung“/„Ringzeichnung“ gibt die Tabelle 3. Bezüglich der Vitalität treten keine Unterschiede zwischen *R*-Tieren und  $\text{---}$ -Homozygoten auf. Die Beeinträchtigung der Vitalität durch das Zusammenwirken von *R* und *g* wurde auf S. 61/62 bereits dargestellt. Mutationen, die die Wirkung von *R* auf die Bindenschuppen modifizieren, wurden nicht beobachtet.

#### Gene der Pigmentierungsintensität.

Bei den *Plodia*-Stämmen findet sich eine Menge verschiedener Stufen der Ausfärbungsintensität. Sie führen von starker Betonung bis zu völligem Schwinden aller oder bestimmter Zeichnungselemente. In den meisten Kreuzungen finden sich Aufspaltungen der Pigmentierungsstärke. Diese ist fast stets polygen bedingt. Die Fälle dieser Art sollen hier nicht alle besprochen werden. Nur einige interessantere unter ihnen sind zu erwähnen.

Vorwiegend, wenn auch nicht ausschließlich auf bestimmte Einzelgene zurückführen läßt sich die *Pigmentierungshemmung bei den Stämmen 8 und 12*. Diese Stämme zeigen in ausgesprochen verschiedener Weise ausgebildete Aufhellungsphäne. Es liegt bei beiden eine starke Verdünnung des Schwarz vor, aber die Maxima der Pigmentverdünnung liegen in verschiedenen Teilen des bei beiden Stämmen vorhandenen Querbindensystems. Die Wirkungen der hier vorliegenden Mutationen auf das Zeichnungsmuster können jedoch nicht als streng systemgebunden bezeichnet werden. Es sind mindestens Zusammenhänge mit dem Diskoidal- und dem Farbsystem vorhanden.

Der *Stamm 8* ist aus einer Kreuzung zweier Stämme mit sehr verschieden starker Zeichnung hervorgegangen. Selektiert wurden Tiere, die ein auffälliges Verblässen der Zeichnung (Abb. 21), vor allem der proximalen Querbinde, zeigten. Dieses Phän ließ sich durch Selektion verstärken, blieb aber stets

variabel. Das Abblassen der schwarzen Schuppen besteht in einer Verdünnung des schwarzen Pigmentes, stellenweise bis zu dessen völligem Schwund. Dadurch können an den hellsten Stellen der Querbinden Bindenschuppen erscheinen, die in der Färbung dem benachbarten Untergrunde gleich sind. Es kommt vor, daß die Proximalbinde nur aus Schuppen von gelblichweißer bis roter Farbe aufgebaut ist. Wenn dabei auch die hellsten Schuppen dem benachbarten Untergrund völlig gleichen, so ist die Binde doch insgesamt immer etwas intensiver ausgefärbt als ihre Umgebung. Bei geringer Manifestation dieser Ausfärbungshemmung verblaßt nur der dem Hinterrande genäherte Teil der Proximalbinde. Mit zunehmender Ausprägung erfaßt die Aufhellung immer größere Teile dieser Binde, jedoch erst zuletzt deren Mitte. Im Wurzelfeldrand, der bei diesem Stamm

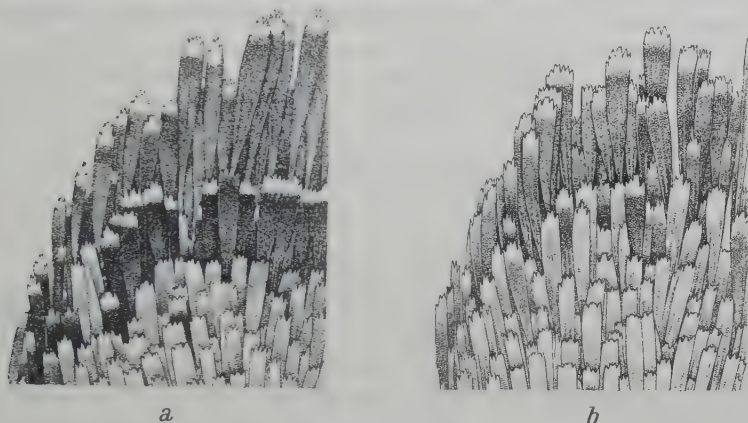


Abb. 7a u. b. Distales Flügelende von gelbschuppigen Tieren. a Stamm 5 ( $he_{12}^+$ -homozygot). b Stamm 12 ( $he_{12}^-$ -homozygot). Vergr. 100  $\times$ . Zeichnung E. FREIBERG.

sehr viele Bindenschuppen enthält, gibt es keine schwarzen Schuppen. Nur einzelne dieser Bindenschuppen sind blaßrot bis rot gefärbt. Aufhellungserscheinungen, wie sie sich an der Proximalbinde zeigen, treten auch an den anderen schwarzen Zeichnungselementen auf. Dabei besteht aber von distal nach proximal ein Gefälle der Ausfärbungsstärke: Vollständiges Fehlen des Schwarz im Wurzelfeldrand, starke Reduktion in der Proximalbinde und bis zur Randlinie weiterhin stufenweises Abnehmen der Aufhellung. Die Pigmentverdünnung beim Stamm 8-Flügel beschränkt sich nicht auf das schwarze Pigment. Auch das ganze Rot erfährt eine Aufhellung. Die Flügel sehen dadurch heller und im ganzen matt gefärbt aus. Mit der Aufhellung des Rot ist ein Zurückweichen der Grenze zwischen Weiß und Rot wie auf Abb. 3d verbunden. Das Weiß greift also beim Stamm 8 stark in das Zentralfeld hinein.

Im Stamm 12 liegt ein anderer Typ der Aufhellung vor. Dieser Stamm ging aus einzelnen Tieren hervor, die als Färbungsvarianten im Stamm 5 (das ist ein gelbschuppiger Stamm mit Querbindenzeichnung) gefunden wurden. Alle schwarzen Schuppen waren bei ihnen aufgehellt. Wenn auch ein über den ganzen Flügel sich erstreckendes Gefälle der Ausfärbungsintensität wie beim Stamm 8 fehlt, so besteht doch ein Unterschied zwischen der Randlinie und der übrigen schwarzen Zeichnung. In der Randlinie sind die meisten Schuppen nahezu farblos (Abb. 7b). In allen anderen Querbinden enthalten sie noch so viel schwarzes



Pigment, daß die Zeichnung grau bis braun aussieht. Außer an der Randlinie treten weder an bestimmten Binden noch an besonderen Zonen einzelner Binden bevorzugt Pigmentierungshemmungen auf, soweit die Binden nicht vom Marginalfelde überlagert und dadurch ohnehin aufgehellt werden. Die langen Randschuppen, welche das Saumfeld bilden, erfahren beim Stamm 12 nur eine ganz geringfügige Minderung ihrer Pigmentierung. Bei Beobachtung im Vergleichsmikroskop neben dem Stamm 5 erwecken sie den Eindruck, als fehle ihnen gegenüber dem Stamm 5 eine braunschwarze Farbkomponente von der Art des Pigmentes der sonstigen schwarzen Schuppen. Die Ausfärbungshemmung des Stammes 12 scheint also einen bestimmten Farbstoff zu vermindern, der zwar den Hauptanteil (wenn nicht die einzige Komponente) des Pigmentes des gesamten Querbindensystems ist, der aber an der Pigmentierung der langen Randschuppen nur geringen Anteil hat.

Um die genetischen Bedingungen der Aufhellungsphäne in den Stämmen 8 und 12 kennenzulernen, sind diese Stämme mit dem Stamm 7 und untereinander

Tabelle 4. *Aufspaltung des Phänes „helle Randlinie“.*

Gekreuzte Stämme	F <sub>2</sub> -Spaltung: Randlinie		Differenz gegenüber der Erwartung	Maximale Zufallsdifferenz	n
	dunkel %	hell %			
7 und 12	75,6	24,4	0,6	5,4	595
8 und 12	64,5	35,5	10,5	4,0	1112

gekreuzt worden. Stamm 7 hat stark ausgeprägte und intensiv pigmentierte Zeichnungselemente.

Die depigmentierte Randlinie des Stammes 12 wurde in den Kreuzungen mit Stamm 7 und Stamm 8 untersucht. Die Schuppen der Randlinie wurden dabei als dunkel oder hell protokolliert, je nachdem sie dunkler oder heller waren als die langen Randschuppen. Dazwischen stehende Pigmentierungsstufen wurden als unsichere Fälle gesondert gezählt. Beim Stamm 7 ist die Randlinie bei jedem Tier dunkel, beim Stamm 12 bei jedem hell. Beim Stamm 8 wirkt sich die Ausfärbungshemmung der schwarzen Zeichnung auch noch auf die Randlinie aus. Sie ist stets heller als beim Stamm 7, aber fast immer noch dunkler als die langen Randschuppen. Nur 4 von 393 Kontrolltieren des Stammes 8 fielen in die Gruppe der unsicheren Fälle. „Helle“ kamen nicht vor. Bei der Kreuzung der Stämme 7 und 12 ergibt sich in F<sub>2</sub> ein klares 3:1-Verhältnis (ohne signifikante Abweichung) zwischen dunkel und hell, wenn man die 53 ungewissen Fälle zu den Hellen schlägt (Tabelle 4). Diese Zusammenfassung aller Aufgehellten gegenüber den voll ausgefärbten ist insofern berechtigt, als der Pigmentierungsunterschied der zweifelhaften Fälle gegenüber Stamm 7 weit größer ist als gegenüber Stamm 12. *Die helle Randlinie des Stammes 12 wird also durch ein rezessives Gen bestimmt.* Dieses erhält die Bezeichnung  $he_{12}$ . Das Auftreten der unsicheren Fälle in der F<sub>2</sub> beweist aber, daß die Stämme sich durch weitere Gene unterscheiden, welche auf die Pigmentierung wirken. Diese Gene erscheinen hier als Modifikatoren der  $he_{12}$ -Wirkung. In der Kreuzung der Stämme 8 und 12 gibt es bei gleichartiger Zusammenfassung des Materials mehr helle, so daß eine signifikante Abweichung vom Verhältnis 3:1 entsteht (Tabelle 4). Hier sind es 111 ungewisse

Fälle. Das ist verständlich, da der Stamm 8 weitere pigmentmindernde Faktoren führt (s. weiter unten). Man muß in  $F_2$  dieser Kreuzung mit dem Auftreten von Neukombinationen mit diesen Faktoren rechnen, welche den Prozentsatz der Aufgehellten erhöhen. Diese Kreuzungen besagen also, daß die Stämme 7 und 12 sich erstens im Allelenpaar  $he_{12}^+/he_{12}$  unterscheiden und daß ferner der Stamm 7 pigmentierungsfördernde, bzw. der Stamm 12 pigmentierungshemmende Allele führt. Im Stamm 8 sind weitere hemmende Modifikatoren vorhanden.

Neben der besonders starken Ausfärbungshemmung der Randlinie ist beim Stamm 12 die gesamte schwarze Zeichnung in einer Weise gleichmäßig abgeblaßt, die etwa der von KÜHN (1934) beschriebenen Mutante *he* bei *Ephesia* (Verblassen der gesamten Pigmentierung, so daß die sonst schwarze Zeichnung braun ist und der Untergrund sandfarbig statt grau) entspricht. Es lag von vornherein am nächsten, auch diese Erscheinung mit der Mutation  $he_{12}$  in Zusammenhang zu bringen. In den Kreuzungen wurde dieses Phän an der Helligkeit der Proximalbinde getestet. Die *P* wurde deshalb gewählt, weil sich auch die gefälleartige Aufhellung beim Stamm 8 an ihr besonders deutlich auswirkt. Die Auswertung geschah nach einer ganz groben Skala. Die Flügel wurden bei 16facher Binokularvergrößerung durchgesehen und die Zugehörigkeit zu den folgenden 4 Klassen geschätzt: Klasse 1: bis zu 25% der Schuppen in der *P* aufgehellte, Klasse 2: 25—50%, Klasse 3: 50—75%, Klasse 4: über 75% der Schuppen aufgehellte. Zweifelsfälle gibt es bei so grober Unterteilung selten. Eine Fehlermöglichkeit liegt darin, daß die absolute Helligkeit der Querbinden, besonders in spaltenden Zuchten, stark schwankt und daß man infolge der gleichzeitig vorhandenen relativen Helligkeitsunterschiede der Schuppen innerhalb der Binde verleitet wird für Klasse 2 oder 3 statt 4 zu entscheiden. Tiere vom Stamm 12 fallen zu 100% in die Klasse 4, während Stamm 7 vollständig in die Klasse 1 fällt. In der  $F_1$  dominiert die intensivere Ausfärbung. Alles Material liegt in Klasse 1 (Abb. 8). Die Aufspaltung in  $F_2$  ergibt zweigipfelige Kurven. In der  $F_2$  spaltet neben der Querbindenaufhellung auch die Färbung der Flügel, da Stamm 7 rot ( $g^+$ ) und Stamm 12 gelb (*g*) ist. Die Verteilung auf die *P*-Aufhellungsklassen ist bei roten und gelben Faltern in  $F_2$  so ungleich, daß das Material nicht zusammengeworfen werden kann. Bei monohybrider Spaltung des Aufhellungsphänes müßten auf Grund der Phänotypenverteilung bei den Stämmen und  $F_1$  75% der  $F_2$ -Tiere auf Klasse 1 und 25% auf Klasse 4 fallen. Die Klassen 2 und 3 dürften nicht oder nur minimal besetzt sein. Die in  $F_2$  gefundene Verteilung weicht aber davon ab, besonders bei den Gelben. Bei den roten Weibchen und Männchen reicht die Besetzung der Klasse 1 ziemlich nahe an 75% heran.

Für eine Untersuchung der Signifikanz der Unterschiede zwischen diesen Kurven müßte das  $\chi^2$ -Verfahren angewandt werden. Nun ist aber die Besetzung der Klassen 2 und 3 bei einigen Kurven so gering, daß sie weniger als 10 Individuen ausmacht und darum für die Anwendung dieses Verfahrens Nachbarklassen addiert werden müßten. Da man hierdurch in mehreren Fällen zur Arbeit mit nur 2 Klassen gezwungen ist, ist das ganze Material für diesen Zweck in je zwei Klassen, einerseits nicht und wenig aufgehellte Tiere (Klasse 1), andererseits stark aufgehellte (Klasse 2 + 3 + 4) zusammengefaßt worden und die Signifikanz der Differenzen nach KOLLERS graphischen Tafeln (Tafel 3 und 6) festgestellt worden.

Die Zusammenfassung dieser Klassen für die quantitative Beurteilung darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß der Monohybriderwartung schon dadurch widersprochen wird, daß die Klassen 2 und 3 in allen Kurven mehr oder weniger besetzt sind. Für die herausspaltenden Roten kann dennoch angenommen werden, daß ganz überwiegend die Aufspaltung eines Allelenpaares über die Verteilung auf die P-Aufhellungsklassen entscheidet. Als Modifikatoren wirksame weitere Gene drücken lediglich den Gipfel in der Klasse 4 zugunsten der Klassen 2 und 3 herab. Nur in einem Falle ( $7 \times 12$ , rote Weibchen) reicht diese Wirkung bis in die Klasse 1 hinein, so daß eine gerade noch signifikante Abweichung entsteht. Daß dies bei den Weibchen der reziproken  $F_2$  ( $12 \times 7$ ) nicht geschieht, legt

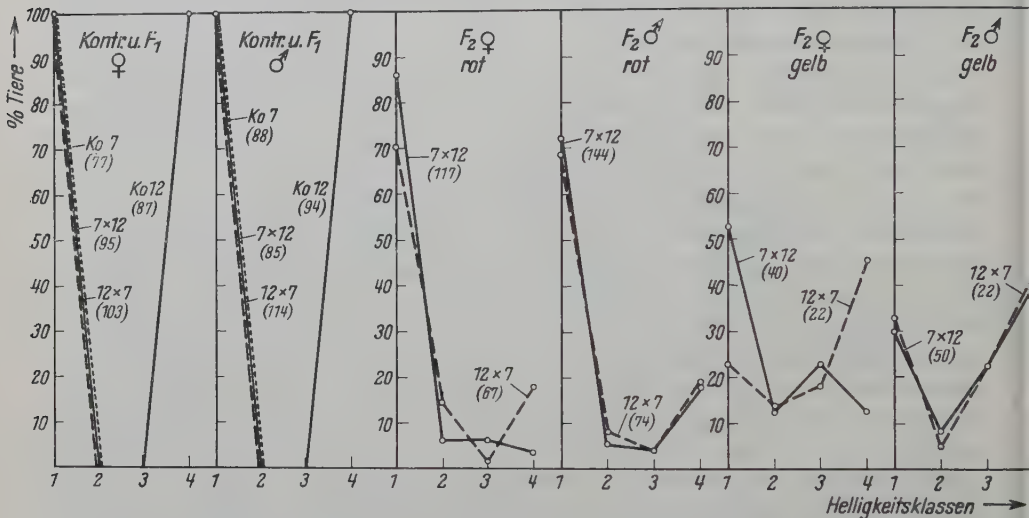


Abb. 8. Variabilität der Proximalbindenaufhellung in der Kreuzung der Stämme 7 und 12.

den Gedanken nahe, daß hier bei  $7 \times 12$  eine in  $F_2$  nachwirkende Prädetermina- tion durch den Stamm 7 vorliegt; eine Erscheinung, die auch in anderen Kreuzungen vorgekommen ist. Bei den anderen Gruppen der Roten bleibt die Differenz gegenüber der Monohybriderwartung weit hinter der maximalen Zufalls- differenz zurück. Sie bestätigen also die Deutung durch ein Hauptallelenpaar. Bei allen gelben  $F_2$ -Gruppen ist die Abweichung von der Monohybriderwartung weit stärker und erreicht oder überschreitet in allen Fällen die Grenzen der maxi- malen Zufallsdifferenz (Tabelle 5). Ein wesentlicher Teil des Materials ist im Vergleich mit den Roten vom linken Ende auf die rechte Hälfte der Skala hinüber- gerückt (Abb. 8). In  $g$ -Homozygoten wird also die Wirkung des eben angenom- menen Hauptallels so erheblich modifiziert, daß auch viele für diesen Faktor heterozygote Tiere in die Klassen 2, 3 und 4 fallen. Daneben ist auch bei den gelben Weibchen eine starke Verschiedenheit der reziproken  $F_2$ -Tiere vorhanden, die im gleichen Sinne liegt wie bei den roten, aber wegen des geringen Zahlen- materials noch in den Zufallsbereich fällt. Nach der Entstehungsgeschichte des Stammes 12 war von Anfang an zu vermuten, daß die in dieser Kreuzung spaltende Bindenaufhellung ebenfalls durch  $he_{12}$  bedingt wird, daß dieses Gen also mit dem soeben beschriebenen Hauptallel identisch sei. Der Nachweis der starken Kor- relation zwischen Randlinien und  $P$ -Aufhellung in  $F_2$  stützt diese Annahme. Der



Korrelationskoeffizient  $r$  variiert bei den verschiedenen  $F_2$ -Gruppen zwischen  $0,48 \pm 0,12$  und  $0,70 \pm 0,04$ . Allerdings kann nicht bewiesen werden, daß es sich hier nicht um eine modifikatorische Korrelation handle, weil in den isogenen Gruppen (reine Stämme und  $F_1$ ) die Variabilität der untersuchten Phäne so gering ist, daß bei gleichartiger Klassenabgrenzung keine Korrelationstabellen aufgestellt werden können.

Die *Aufhellung der schwarzen Zeichnung beim Stamm 8*, die sich schon in den Einzelheiten des Phänotypus von der des Stammes 12 unterscheidet, zeigt auch bei der Kreuzung mit Stamm 7 ein anderes Bild (Abb. 9). Die Proximalbinden fallen bei den Kontrolltieren des reinen Stammes 8 wieder überwiegend in die Helligkeitsklasse 4. Neben Tieren, deren  $P$  noch stärker depigmentiert ist als beim

Tabelle 5. *Spaltung der Proximalbinden-Aufhellung in  $F_2$  der Kreuzung der Stämme 7 und 12.*

			In Klasse 1	In Klasse 2 + 3 + 4	Differenz gegenüber der Erwartung	Maximale Zufallsdifferenz	$n$
Monohybriderwartung			%	%			
			75	25			
rot	$7 \times 12$	{	84,5	15,5	9,5	9,5	117
			72,0	28,0	3,0	5,2	144
	$12 \times 7$	{	70,2	29,8	4,8	10,0	67
			69,0	31,0	6,0	10,1	74
gelb	$7 \times 12$	{	52,5	47,5	22,5	22,5	40
			30,0	70,0	45,0	22,0	50
	$12 \times 7$	{	22,7	77,3	52,3	32,5	22
			31,6	68,4	43,4	33,5	22

Stamm 12, finden sich solche, deren Bindenschuppen zum Teil voll ausgefärbt sind, obgleich andere Schuppen der gleichen Proximalbinde der Helligkeit des weißen Feldes gleichen. In  $F_1$  dominiert die intensive Ausfärbung entsprechend Stamm 7. Dabei sind die Weibchen reziprok, und zwar patroklin verschieden, die Männchen nicht. Die Signifikanz der Verschiedenheit bei den  $F_1$ -Weibchen ergibt sich bei einer Berechnungsweise, wie sie der Tabelle 5 für die Kreuzung der Stämme 7 und 12 zugrunde liegt. Die Differenz beträgt in diesem Falle 26,5%, die maximale Zufallsdifferenz 9,7%. Die Weibchen der  $F_1$   $7 \times 8$  sind also heller. Danach ist an der Pigmentierungshemmung des Stammes 8 das X-Chromosom beteiligt (weibliche Heterogametie kann angenommen werden, da sie erstens bei den Schmetterlingen allgemein ist und zweitens für die ebenfalls zu den Pyraliden gehörige *Ephestia* durch H. O. WAGNER (1931) zytologisch nachgewiesen worden ist). Die  $F_2$  und die Rückkreuzungen bestätigen das. Bei den  $F_2$ -Männchen erscheint ein signifikanter Unterschied in der erwarteten Richtung (Differenz 15,7%, maximale Zufallsdifferenz 15,4%). Bei den Weibchen liegt der geringe Unterschied in der entgegengesetzten Richtung und ist nicht signifikant (Differenz 7,9%, maximale Zufallsdifferenz 15,5%), was nach dem Erbgang des X-Chromosoms verständlich ist. Das geschlechtsgebundene aufhellende Gen des Stammes 8 ist rezessiv (s.  $F_1$ -Männchen). Es erhält die Bezeichnung  $he_x$ . Die  $F_1$ -Weibchen zeigen, daß das X-Chromosom nicht allein über die P-Ausfärbung entscheidet, denn sie stimmen nicht mit dem jeweils väterlichen Stamme überein. Für die  $F_2$  eine wohlbegründete Erwartung unter der Annahme eines weiteren autosomalen Faktors zu berechnen, ist nicht möglich, weil Neukombinationen von unbekanntem

Phänotyp auftreten müssen. Nur für die Weibchen der Rückkreuzungen  $F_1 \times 8$  und  $F_1 \times 7$  kann unter dieser Annahme nach den Phänotypen der reinen Stämme und der  $F_1$  eine Erwartung aufgestellt werden. Sie setzt sich aus 50% der  $F_1$  und 50% vom reinen Stamm zusammen. In Abb. 9 sind unter  $R_8$  Weibchen u. a. die

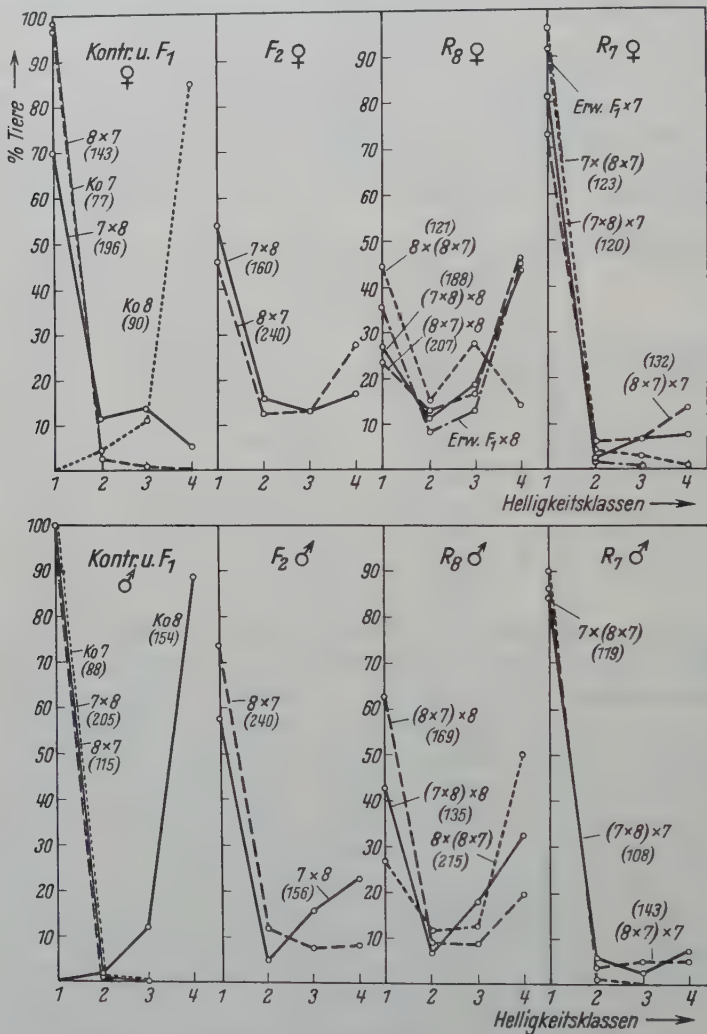


Abb. 9. Variabilität der Proximalbindenaufhellung in der Kreuzung der Stämme 7 und 8.

Variationskurven der beiden Rückkreuzungen  $F_1 \times 8$  und der Erwartung eingezeichnet. Sie stimmen gut überein. Auch die größte der dabei vorkommenden Abweichungen ist nicht signifikant (Differenz 10,5%, maximale Zufallsdifferenz 13,5%). Bei den Weibchen der Rückkreuzung mit Stamm 7 erscheint bei der entsprechenden Erwartungsberechnung eine gesicherte Differenz gegenüber dem Befund (Abb. 9,  $R_7$  ♀). Stets sind die hellen Klassen über Erwarten stark besetzt (für  $(7 \times 8) \times 7$  ist die Differenz 14,9% und die maximale Zufallsdifferenz 12,5%, für  $(8 \times 7) \times 7$  sind die entsprechenden Zahlen 24,6% und 15%). Eine befriedigende

Deutung auf Grund von Neukombinationen von Genen ist nicht möglich, weil alle Tiere mindestens heterozygot für alle Gene vom Stamm 7 sind, also mindestens so dunkel wie die  $F_1$   $8 \times 7$  sein sollten. Im Falle der besonders großen Differenz gegenüber der Erwartung bei der Rückkreuzung  $(8 \times 7) \times 7$  könnte immerhin Prädetermination eine Rolle spielen. Wenn auch somit die Weibchen der Rückkreuzung mit Stamm 7 unklare Verhältnisse bieten, so können sie doch nicht zu einer Deutung im Sinne polygener Vererbung verwendet werden. Die Möglichkeit einer schwachen Mitwirkung von Modifikatoren wird dadurch nicht ausgeschlossen. Nach der Besetzung der Mittelklassen in  $F_2$  kann ihre Bedeutung nicht groß sein. Die Rückkreuzung mit Stamm 8 spricht sehr für einen rezessiven autosomalen Aufhellungsfaktor außer  $he_x$ . Dieser wird als  $he_8$  bezeichnet. Weiter unten mitzuteilende Ergebnisse bestätigen seine Realität. Was weiterhin dafür spricht, daß  $he_8$  und  $he_x$  überwiegend die Ausfärbung der P bestimmen, ist der allgemeine Verlauf der Kurven in  $F_2$  und Rückkreuzungen. Verfolgt man die einzelnen Kurven durch, was hier zur Raumersparnis unterbleibt, so findet man in der Besetzung der Endklassen und dem tiefen Minimum über den Mittelklassen Verhältnisse, die durch die Annahme von  $he_8$  mit modifizierender Mitwirkung von  $he_x$  gut erklärt werden. Auch die ungefähren zahlenmäßigen Schätzungen, welche sich für die Endklassen ergeben, werden erfüllt. Ferner entsteht beim Einkreuzen der reinen Stämme immer wieder der Eindruck einer Prädetermination der Ausfärbungsstärke, auch bis in die 2. Generation (z. B.  $F_2$ -Weibchen). Diese Unterschiede sind aber nicht signifikant. Deshalb lohnt es kein näheres Eingehen hierauf.

Da die Aufhellung sowohl im Stamm 12 als auch im Stamm 8 in erster Linie durch ein rezessives Gen bedingt wird, könnte man zu der Vermutung kommen, dieses sei in beiden Fällen die gleiche Mutation, deren Manifestierung durch Unterschiede im Restgenom in den beiden Stämmen verschieden ausfalle. Die Kreuzung der Stämme 8 und 12 widerlegt diese Annahme. Bei beiden Stämmen fallen die meisten Tiere in die Klasse 4 (Abb. 10). So wird im Kurvenbild, trotz der verschiedenen Art der Pigmentreduktion (s. S. 65), eine weitgehende Übereinstimmung vorgetäuscht. In der  $F_1$  sind die Querbinden bei den Männchen nahezu voll ausgefärbt, bei den Weibchen wesentlich dunkler als bei den Stämmen. Diese Heterosis beweist die *Nichtallelie* von  $he_8$  und  $he_{12}$ . In der patroklinen reziproken Verschiedenheit der Weibchen drückt sich die Wirkung von  $he_x$  aus. Daß die  $F_1$ -Weibchen heller sind als die  $F_1$ -Männchen, dürfte mit der geschlechtskontrollierten Begünstigung der Aufhellung bei den Weibchen zusammenhängen, die auch in Reinzuchten des Stammes 8 immer da ist. Dieser Geschlechtsunterschied ist an den Kontrollkurven auf den Abb. 9 und 10 nicht zu sehen, weil es sich dabei nur um (wenn auch deutliche) Nuancen innerhalb der Klasse 4 handelt. Bei den Heterozygoten aber, die ja über die ganze Skala variieren, kann sich der Unterschied zwischen den Geschlechtern auf das Kurvenbild auswirken. In den Kreuzungen mit dem Stamm 7 waren stets die +- über die  $he$ -Allele dominant. Der größte Teil des  $F_1$ -Materials (100 oder fast 100%) fiel in die Klasse 1. In der Kreuzung der Stämme 8 und 12 ändert sich das Bild insofern, als bei den  $F_1$ -Weibchen die Klasse 1 kaum erreicht wird. Hier kommt es also zu einem phänotypisch erkennbaren *Zusammenwirken der heterozygoten Aufhellungsallele dieser Stämme*. Bei den Männchen bleibt das Überwiegen der Klasse 1 bestehen. Ein



derartiges Zusammenwirken heterozygoter rezessiver Gene<sup>+</sup> verschiedener Loci wurde auch von KÜHN (1941) bei *Ptychopoda* beobachtet. Es trat dort in der Herabsetzung der Menge des roten Exkretpigmentes von  $+/en+/dec$ -Tieren in Erscheinung.

Die  $F_2$ -Kurven (Abb. 10) liefern in verschiedener Hinsicht ein überraschendes Bild. Erstens liegen die Kurven der Roten weiter rechts, als man es nach der Kreuzung der Stämme 7 und 8 sowie 7 und 12 erwarten sollte. Zweitens haben hier die Gelben stärker ausgefärbte Binden als die Roten (entgegen der Erfahrung bei der Kreuzung der Stämme 7 und 12). Drittens liegt die reziproke Verschiedenheit der Männchen in umgekehrter Richtung, als es nach dem Erbgang von  $he_x$  zu erwarten wäre.

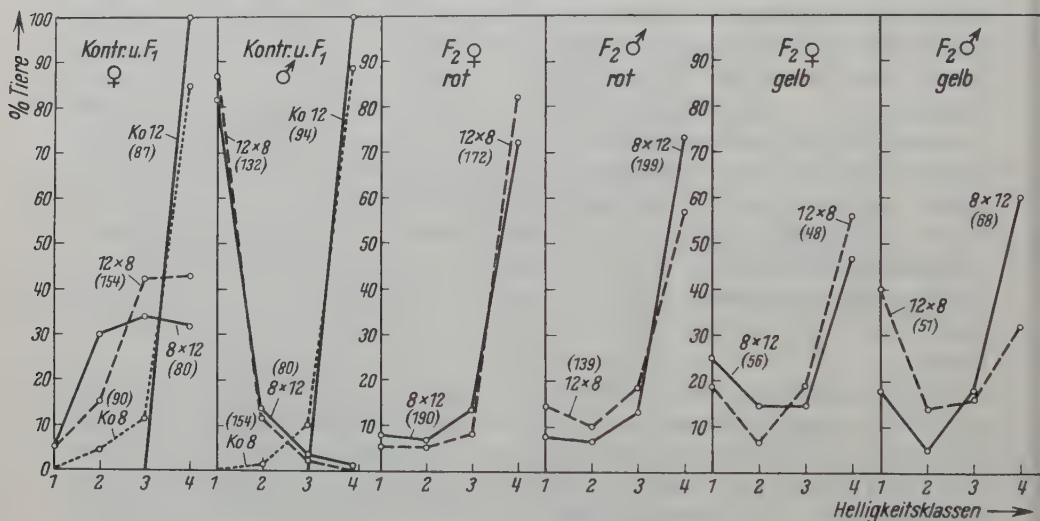


Abb. 10. Variabilität der Proximalbindenaufhellung in der Kreuzung der Stämme 8 und 12.

Die über Erwarten starke Verschiebung des Materials in die helleren Klassen macht den Schluß auf die Mitwirkung von Modifikatoren notwendig, der schon in den zuvor besprochenen Kreuzungen möglich schien: Nach der  $F_1$  wäre zu erwarten, daß bei allen Männchen ein starker Gipfel mit  $9/16$  des Materials in der Klasse 1 auftritt. Der Befund bleibt bei den Gelben deutlich und den Roten weit dahinter zurück, da bei den Weibchen auch die Doppelheterozygoten stark aufgehellt sind, ist für sie zu erwarten, daß nur die höchstens in einem  $he$ -Paare heterozygoten Tiere, also  $5/16$ , in die Klasse 1 fallen. Mit weiterer Aufhellung bei 50% der Weibchen durch  $he_x$  ist zu rechnen. Bei den gelben Weibchen werden noch nicht  $4/16$  erreicht, bei den roten nur  $1/16$ . Wenn dieses Defizit bei den Gelben noch im Bereich der  $he_x$ -Wirkung liegen mag, so entsteht bei den Roten der Eindruck, als seien nur noch die Querbinden der  $he_8^+he_{12}^+$ -Homozygoten voll ausgefärbt (nur  $1/16$  in Klasse 1). Das gilt bei den Roten auch für die Männchen. Nach den Kreuzungen der Stämme 7 und 12 sowie 7 und 8 (Abb. 9 und 10) war dies keineswegs zu erwarten, da sowohl  $he_8$ - wie  $he_{12}$ -Heterozygote nahezu vollständig in die Klasse 1 fallen. Es müssen also weitere, in den anderen Kreuzungen nicht gegebene Bedingungen, bei der Kreuzung der Stämme 8 und 12 die Pigmentreduktion begünstigen. Prädetermination durch beide Stämme kann nicht ent-

scheidend sein, weil die  $F_1$ -Männchen zu 85% in Klasse 1 liegen. Weitere bei den Stämmen 8 und 12 verschiedene Aufhellungsallele sind wohl die einzige Erklärung. In beiden Kreuzungen mit Stamm 7 spielen diese Modifikationsgene nur eine ganz untergeordnete Rolle. Die Variationskurven der Abb. 8 und 9 schließen ihr Vorhandensein jedoch nicht aus. Erst bei der Kreuzung der Stämme 8 und 12 summiert sich ihre Wirkung so, daß nur bei vollständiger Heterozygotie (in  $F_1$ ) die Pigmentierung eine größere Stärke erlangen kann. Die dafür notwendigen Kombinationen treten in  $F_2$  nur selten auf.

Der bemerkenswerte Gegensatz in der relativen Stärke der Bindenausfärbung gelber  $F_2$ -Tiere in der Kreuzung zwischen Stamm 8 und 12 gegenüber der zwischen den Stämmen 7 und 12 legt den Gedanken nahe, daß bei der starken Depigmentierung in der Kreuzung der Stämme 8 und 12 eine Konkurrenz zwischen den Bildungsprozessen roten und schwarzen Pigmentes um bestimmte Stoffe entsteht. Denn wenn diese beiden Pigmente irgendwelche gemeinsame Vorstufen besitzen, so kann es sein, daß der Bedarf für die Herstellung des Rot auf Kosten des Schwarz gedeckt wird, sobald die Konzentration dieser Vorstufen unter der Wirkung pigmentmindernder Gene unter eine bestimmte Grenze absinkt. Die Ausfärbung des Rot beginnt in der Puppe vor der des Schwarz. Diese Konkurrenz fehlt bei den Gelben. Die ungünstige Wirkung von *g* auf die Bildung schwarzen Pigmentes (nach Abb. 8) reicht nicht aus, um den Konkurrenzeffekt zu kompensieren. Die Differenz zwischen Roten und Gelben ist für  $12 \times 8$  gesichert. Für  $8 \times 12$  ist die mögliche Zufallsdifferenz noch etwas zu groß. Daß die verschiedenen *he*-Faktoren am gleichen Punkt in die Entwicklung eingreifen, braucht nach diesen Versuchen nicht angenommen zu werden. Nach den oben beschriebenen Phänotypen der Stämme 8 und 12 ist das sogar unwahrscheinlich. Da der Konkurrenzeffekt nur durch einen Engpaß in den stofflichen Voraussetzungen der Ausfärbung zu deuten ist, kann man annehmen, daß er sowohl durch die Wirkung der *he*-Faktoren als auch durch die der pigmentmindernden Modifikatoren hervorgerufen wird. Die überaus schwache Besetzung der Klasse 1 bei den roten  $F_2$ -Tieren (Abb. 10) ist nur unter dieser Annahme verständlich, da ja nach Abb. 8 und 9 rote *he*-Heterozygote in anderem genotypischem Milieu weit stärker pigmentierte Proximalbinden haben. Für einen stofflichen Zusammenhang zwischen rotem und schwarzem Pigment ist dies nicht der einzige Hinweis (s. S. 88).

KÜHN (1941) hat die polyphäne Mutation *en* bei *Ptychopoda* beschrieben, welche verschiedene schwarze Pigmentierungsmerkmale der Raupe und Puppe verstärkt und gleichzeitig die Bildung roten und gelben Pigmentes vermindert. Auch in diesem Falle könnte eine Konkurrenz um Vorstufenmaterial bei der Pigmentbildung die Ursache des entwicklungsphysiologischen Zusammenhanges zwischen den verschiedenen Pigmentierungsphänen sein.

Die gegenüber der Kreuzung der Stämme 7 und 8 hier auftretende Umkehrung der Wirkung von *he<sub>x</sub>* bei den Männchen ist anscheinend trotz des geringen Umfanges des Materiales real. Bei den Gelben ergibt sich für die Besetzung der Klasse 1 (bzw. der Summe der Klassen 2, 3 und 4) eine maximale Zufallsdifferenz, die größer ist als die gefundene Differenz. Eine knappe Überschreitung der Zufallsdifferenz liegt aber in der Klasse 4 vor. Der gleichsinnige Unterschied bei den roten Männchen ist gering und nicht signifikant. So ergibt sich aus diesem

Material für die entwicklungsphysiologische Deutung der  $he_x$ -Wirkung keine Handhabe.

Für die Frage des Zusammenwirkens der  $he$ -Faktoren ist noch eine Beobachtung wichtig. In der Kreuzung der Stämme 8 und 12 erschienen in der  $F_2$  auch Tiere, die nahezu frei von schwarzem Pigment waren. Diese wurden bei der Auswertung besonders gezählt. Sie stehen meist diskontinuierlich neben der Variationsbreite ihrer Zuchtgeschwister. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei ihnen um die doppeltrezessiven  $he_8he_{12}$ -Homozygoten handelt. In der  $F_2$   $8 \times 12$  treten sie zu 5,8% ( $n = 600$ ) auf, in der  $F_8$   $12 \times 8$  zu 4,9% ( $n = 506$ ). Die Erwartung von  $\frac{1}{16}$  beträgt 6,3%. Die geringen Unterschiede zwischen Befund und Erwartung sowie zwischen den reziproken  $F_2$ -Gruppen liegen innerhalb der Zufallsgrenzen. Die Addierbarkeit der Wirkungen von  $he_8$  und  $he_{12}$  auf den Endeffekt der Schwarzausfärbung macht also die Doppeltrezessiven kenntlich. Das Fehlen einer gesicherten Differenz zwischen den reziproken  $F_2$  besagt, daß  $he_x$  bei der Manifestierung dieser extremen Aufhellung keine wesentliche Rolle spielt. Stellt man nun aus beiden  $F_2$  alle roten und alle gelben Doppeltrezessiven einander gegenüber, so finden sich unter den Roten 6,7% ( $n = 825$ ) und unter den Gelben nur 1,8% ( $n = 281$ ) der extrem hellen Tiere. Diese Differenz von 4,9% ist größer als die maximale Zufallsdifferenz (3,6%). In Übereinstimmung mit den Kurvenbildern (Abb. 10) bedeutet auch dies, daß *in  $g^-$ -Tieren im Vergleich mit  $g$ -Tieren die Aufhellung des schwarzen Pigmentes begünstigt* ist. Auch hier kann also wieder an die *Materialkonkurrenz* zwischen der Ausfärbung schwarzen und roten Pigmentes gedacht werden. Offenbar werden unter den Gelben nicht alle  $he_8he_{12}$ -Homozygoten beim Auszählen erkannt, weil sie weniger stark aufgehellt sind. Die Möglichkeit einer geringeren Vitalität dieser Dreifachrezessiven bleibt zwar auch offen, hat aber nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich, weil an den herausspaltenden Gelben insgesamt kein Defizit auftritt. Gegenüber der Erwartung von 25% sind sie als 25,5% in der  $F_2$  vorhanden (maximale Zufallsdifferenz 3,9%).

Die Stämme 8 und 12 unterscheiden sich vom Stamm 7 nicht nur durch das verblaßte schwarze Pigment der Flügelzeichnung, sondern auch durch eine auffällige hellere Färbung der überwiegend grauen Beschuppung des Körpers. Unterschiede der *Pigmentierung der Körperbeschuppung* sind auch bei anderen Stämmen vorhanden. Sie fallen leicht ins Auge, weil *Plodia* bevorzugt am Deckel der Zuchtschalen sitzend zur Ruhe kommt. Selbst behutsames Ändern dieser Orientierung löst leicht Unruhe und erneutes Aufsuchen eines entsprechend orientierten Ruheplatzes aus. Um auch die Körperpigmentierung in den Kreuzungen verfolgen zu können, sind Messungen der Helligkeit der Bauchseite des zweiten Abdominalsegmentes ausgeführt worden. Hierzu diente folgende Apparatur: Auf ein mit Auflichteinrichtung (Ultropak, Objektiv UO 11) versehenes Mikroskop (Ortholux, Leitz) wurde der Mikroansatz zur Leica (mit Okular Periplan 10 $\times$ ) aufgesetzt und an Stelle der Kamera eine Selenzelle aufgeschraubt. Bei Scharfeinstellung auf die Mitte des zu untersuchenden Segmentes wurde der Verschuß des Mikroansatzes ausgelöst und der von der Selenzelle gelieferte Strom mit einem Multiflexgalvanometer (Typ M2, Lange, Berlin) gemessen. Zur Sicherung gleichbleibender Meßbedingungen geschah die Speisung der Lichtquelle aus einer Sammlerbatterie. Außerdem wurde während der



Messungen häufig durch Einstellen auf ein Graupapier (Stufe g aus OSTWALDS Farbkörper) das Gleichbleiben des Galvanometerauschlages (30 Skalenteile) überwacht. Gemessen wird dabei also die Intensität des vom Objekt reflektierten Lichtes.

Die Untersuchung von  $F_2$ -Zuchten der Kreuzung der Stämme 7 und 8 hat ergeben, daß hier kein genetischer Zusammenhang zwischen dem gemessenen Reflexionswert und der  $P$ -Aufhellung besteht. Beides variiert unabhängig voneinander, wie die Tabelle 6 an Hand der Korrelationskoeffizienten zeigt. Daß in einer der 4  $F_2$ -Gruppen eine positive Korrelation auftritt, muß wohl auf modifikatorischer Korrelation beruhen, da ein genetischer Zusammenhang der beiden Phäne sich in einer gesicherten Korrelation in allen 4 Gruppen ausdrücken würde. Das gleiche Ergebnis hatte die Untersuchung der Korrelation zwischen Körper-

Tabelle 6. Korrelation zwischen der Aufhellung der Proximalbinde und der Helligkeit der Körperbeschuppung.

	♀		♂	
	$r$	Zufallshöchstwert für $r$	$r$	Zufallshöchstwert für $r$
Kontrolle Stamm 7 . . .	0,13	0,35	-0,06	0,38
Kontrolle Stamm 8 . . .	0,16	0,25	0,13	0,25
$F_2$ 7 $\times$ 8 . . . . .	0,30	0,30	0,16	0,28
$F_2$ 8 $\times$ 7 . . . . .	0,13	0,21	0,13	0,28

pigmentierung und Ausfärbungsstärke des Wurzelfeldrandes. Auch hier war kein Zusammenhang zu finden, obgleich gerade im Wurzelfeldrand die Depigmentierung beim Stamm 8 besonders stark ist. Anders verhält sich bei der Kreuzung der Stämme 7 und 12. Im Kühltank lagerndes Material war nach dem Gesamteindruck der Flügelfärbung in „aufgehellt“ und „normal“ sortiert worden. Die Variationskurven ihrer Reflexionswerte zeigt Abb. 11. Weibchen und Männchen sind dabei nicht getrennt behandelt worden, weil sie sich im Reflexionswert unwesentlich unterscheiden. Die Tiere mit aufgehellten Flügeln haben einen wesentlich höheren Reflexionswert. Hernach stellte sich heraus, daß „aufgehellt“ und „normal“ hier weitgehend mit heller und dunkler Randlinie, also  $he_{12}$  und  $he_{12}^+$  zusammenfiel (10 und 11% Fehler in den beiden Gruppen). Die Pigmentminderung durch  $he_{12}$  betrifft also die Beschuppung der Flügel und des Körpers. Das gilt für rote und gelbe  $F_2$ -Tiere.

Die vielgenigte Bedingtheit der Pigmentreduktion im Stamm 8, bzw. der besonders starken Pigmentierung im Stamm 7, kommt in der Variabilität der Proximalbinde in den Kreuzungsgenerationen nur in geringem Maße zur Geltung, indem Modifikationsgene angenommen werden müssen. Weit deutlicher zeigt sie sich bei der Auswertung des Wurzelfeldrandes.

Vergleichend morphologisch könnten sich die Benennungen Außenfeldrand und Wurzelfeldrand in der hier geübten Anwendung auf *Plodia* vielleicht später als unrichtig erweisen. Der Systemzusammenhang der so bezeichneten Binden ist aber schon nach ihrem Aufbau und ihrer relativen Lage zum Zentralkern höchst wahrscheinlich. Er wird bestätigt durch die genetische Korrelation der Pigmentierungsstärke, die sich bei der Untersuchung der Pigmentierungsabschwächung des Stammes 8 zeigt. Außenfeldrand und Wurzelfeldrand wurden

zugleich ausgewertet. Leider hatte das Material der Rückkreuzungen inzwischen zum Teil durch Verfetten der Schuppen gelitten.  $F_1$  und  $F_2$  lassen aber schon ein Urteil über die genetischen Verhältnisse zu. Die Stärke der beiden Binden wurde durch Vergleich mit gezeichneten Testflügelserien (Abb. 12 und 13) statistisch aufgenommen, die schwächsten Ausprägungen des Wurzelfeldrandes durch Aus-

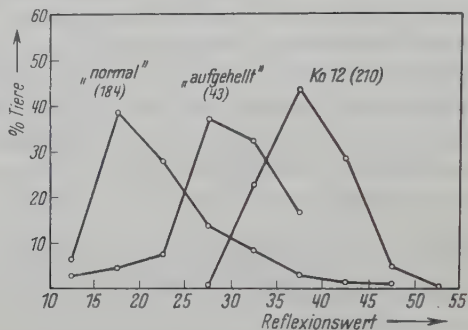


Abb. 11. Helligkeit der Bauchseite von  $F_2$ -Tieren aus der Kreuzung der Stämme 7 und 12.

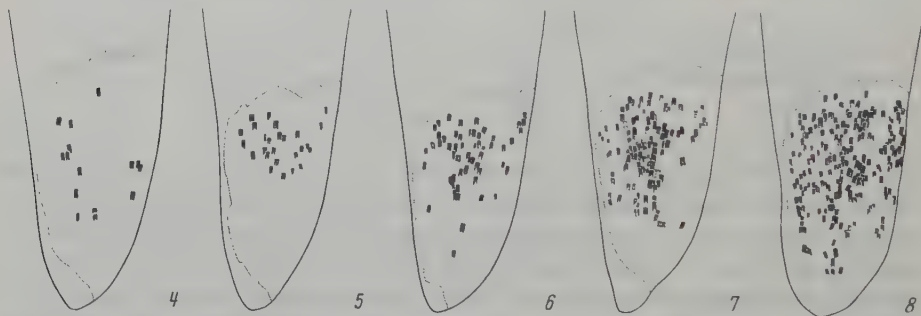


Abb. 12. Klassengrenzen für die Ausfärbungsstärke des Wurzelfeldrandes. Punktirt die Umgrenzung des weißen Feldes. Zeichnung E. FREIBERG.



Abb. 13. Klassengrenzen der Ausfärbungsstärke des Außenfeldrandes. Zeichnung E. FREIBERG.

zählen der gegenüber dem Untergrund dunkel ausgefärbten Schuppen. Der Wurzelfeldrand (Abb. 14) zeigt in  $F_1$  volle Dominanz des Typus von Stamm 7 (viele Schuppen des Wurzelfeldrandes führen dunkles, d. h. rotes oder schwarzes Pigment). Die matroklinalen Unterschiede bei beiden Geschlechtern sind so gering, daß sie nach Berechnung von  $\chi^2$  reine Zufallsverschiedenheiten sein können. Die Monohybriderwartung für  $F_2$  umfaßt 2 getrennte Kurven in Folge der großen Verschiedenheit der Stämme und der Dominanz des einen Typus. Die in  $F_2$  gefundene Verteilung weicht stark davon ab und trägt die Merkmale polygener Bedingtheit des Phänes. Auch die geringe Verschiedenheit der reziproken  $F_2$ -Männchen im Sinne der Wirkung von  $he_x$  ist nicht signifikant. Zählt man nicht

sämtliche Schuppen des Wurzelfeldrandes, die dunkler sind als der Untergrund, sondern nur die schwarzen unter ihnen, dann ändert sich das Bild erheblich (Abb. 15). Während die Variationskurven der Stämme fast die gleiche Lage haben wie auf Abb. 14, dominiert in  $F_1$  der aufgehellte Typ des Stammes 8 vollständig. Die  $F_2$  spricht wieder für mehrpaarigen Erbgang. Die reziproke Verschiedenheit der  $F_1$ -Weibchen und  $F_2$ -Männchen ist signifikant und zeigt damit die Wirkung von  $he_x$  an. Dominant (im ursprünglichen Sinne des Wortes) ist

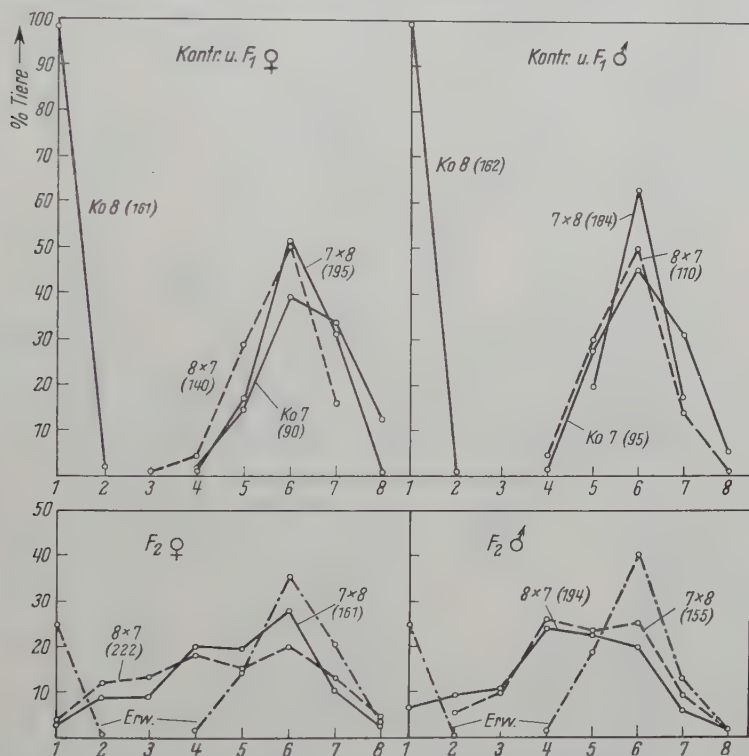


Abb. 14. Kreuzung der Stämme 7 und 8. Variationskurven der Summe aller Schuppen des Wurzelfeldrandes.

also einerseits die Stamm 7 gleiche hohe Anzahl der sich ausfärbenden Schuppen und andererseits die Stamm 8 gleiche Ausfärbungshemmung, die nur wenige von diesen Schuppen vollständig schwarz werden läßt.  $he_x$  ist nur an der zuletzt genannten Wirkung beteiligt.

Im Außenfeldrand finden sich nicht so extreme Unterschiede. Die Anzahl der Schuppen, die an der Färbung als zur Binde gehörig erkennbar sind, folgt weitgehend dem Monohybridenschema (Abb. 16). Allerdings findet sich bei den Männchen der  $F_2$   $7 \times 8$  eine nach  $\chi^2$  gesicherte Abweichung von der Erwartung. Diese deutet auf den Einfluß des X-Chromosoms hin. Nur fehlt dabei der Reziprokenunterschied der  $F_1$ -Weibchen. Vielleicht wird er durch gleichzeitige Prädeterrmination aufgewogen. Die  $F_1$  ist intermediär. Die schwarzen Schuppen für sich betrachtet (Abb. 17) weichen weniger davon ab als beim Wurzelfeldrand. Statistisch sichere Unterschiede bei den reziproken  $F_1$ -Weibchen und  $F_2$ -Männchen



(Berechnung von  $\chi^2$ ) beweisen den Einfluß des X-Chromosoms. Eine Monohybriderwartung für  $F_2$  auszurechnen hat daher keinen Sinn. Die sehr schwache Besetzung der Endklassen in  $F_2$  verrät allein schon die Polygenie.

Für beide Umfeldränder gilt, daß die Wirkung des X-Chromosoms vom Stamm 8 die Verminderung der Anzahl der voll schwarz ausgefärbten Schuppen betrifft. Die Gesamtanzahl der nach ihrer Färbung zum Umfeldrand gehörigen Schuppen

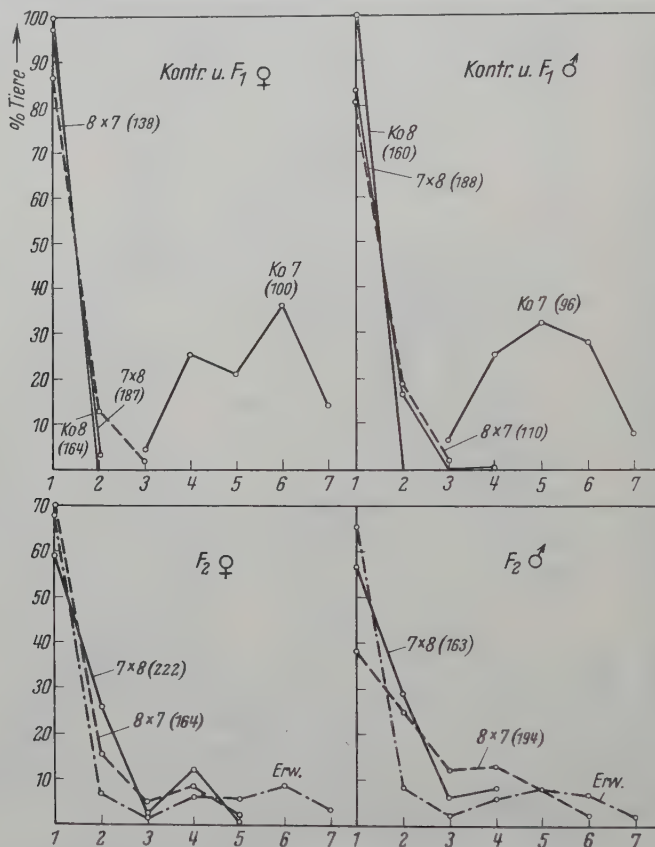


Abb. 15. Kreuzung der Stämme 7 und 8. Variationskurven der Anzahl schwarzer Schuppen im Wurzelfeldrand.

wird nur wenig (Abb. 16) oder nicht signifikant (Abb. 14) vom X-Chromosom beeinflusst.

Besonders deutlich kommt der genetische Zusammenhang zwischen den Umfeldrändern durch die Korrelationsbeziehungen in spaltenden Zuchten zum Ausdruck. Auch bei der Korrelationsuntersuchung erwies sich die Trennung der Phäne: Gesamtanzahl der Schuppen einer Binde und Anteil der schwarzen Schuppen unter diesen als nützlich. Die linke Hälfte der Tabelle 7 zeigt zunächst, daß im Gegensatz zu den reinen Stämmen und der  $F_1$  eine starke Korrelation in  $F_2$  zwischen der Anzahl der am Aufbau dieser beiden Binden beteiligten Schuppen besteht. Daraus allein schon auf das Vorliegen spezifischer Umfeldrandgene zu schließen, schien bedenklich im Hinblick auf die große Variabilität der gesamten

Ausfärbungsstärke in dieser Kreuzung. Es könnten dieser Korrelation Gene zugrunde liegen, welche einen ganz allgemeinen Einfluß auf die Pigmentierungsstärke haben. Deshalb ist auch die Korrelation zwischen jedem der beiden Umfeldränder und der Ausfärbungsstärke der Proximalbinde festgestellt worden. Wie die Tabelle 7 (links) weiterhin zeigt, steht die Summe der Schuppen des Wurzelfeldrandes in starker genetischer Korrelation zur Farbstärke der Proximalbinde, die des Außenfeldrandes aber nicht. Daraus kann man nun auf Einflüsse schließen, die einerseits von Genen ausgehen, welche sich nur im proximalen Flügelteil manifestieren (vielleicht unter Beeinflussung des Farbintensitätsgradienten, der ja hier seine größte Variabilität zeigt) und andererseits von Genen, welche speziell mit der Entwicklung der Umfeldränder im Zusammenhang stehen. Diese zweite Gruppe von Faktoren begünstigt die Deutung der Umfeldränder als Glieder eines Teilsystems im Querbindensystem. Genwirkungen, die sich auf die Gesamtfarbstärke des Querbindensystems oder des ganzen Flügels beziehen, dürften diejenigen sein, welche die Anzahl der schwarzen Schuppen in den Umfeldrändern bestimmen. Denn wie die rechte Hälfte der Tabelle 7 zeigt, ist die genetische Korrelation für dieses Phän in allen untersuchten Kombinationen stark.

Manifestieren sich pigmentreduzierende Mutationen an der Bindenzzeichnung, so kann im Extremfalle die Zeichnung völlig depigmentiert sein. Dennoch bleibt das Querbindenmuster als Ergebnis einer stattgehabten Musterdetermination erkennbar, weil die unausgefärbten Bindenschuppen morphologisch vom Untergrund unterschieden werden können. Aus Untergrundschuppen aufgebaute Zeichnungselemente dagegen können durch Pigmentreduktion verkleinert werden oder ganz verschwinden. Besonders deutlich wird das an der Variabilität der Ausprägungsstärke des Ringes, die von Stamm zu Stamm in weiten Grenzen wechselt. Neben Stämmen mit starkem Ring (mit oder ohne Querbindenzzeichnung) gibt es einige, bei denen der Ring nur angedeutet ist, und einen, der außer der Randlinie gar keine schwarze Zeichnung hat. Parallel mit dem Fehlen oder Auftreten des Ringes geht ein Unterschied der roten Pigmentierung. Ist der Ring schwach oder gar nicht entwickelt, so ist das Rot von heller, reiner Farbe (Abb. 21, Stämme

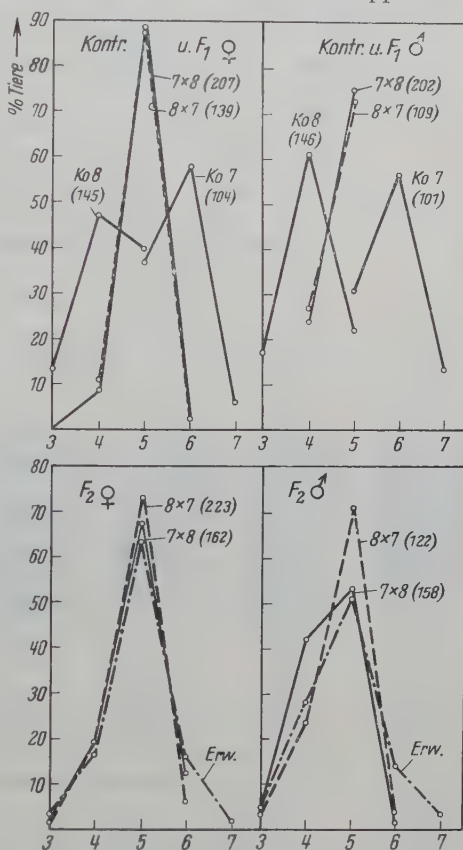


Abb. 16. Kreuzung der Stämme 7 und 8. Variationskurven der Summe aller Schuppen des Außenfeldrandes.

2 und 1). Bei starkem Ring ist das Rot mehr braun, also schwarzverhüllt (Abb. 21, Stämme 3, 9 und 7). Anscheinend kann jede rote Schuppe auch schwarzes

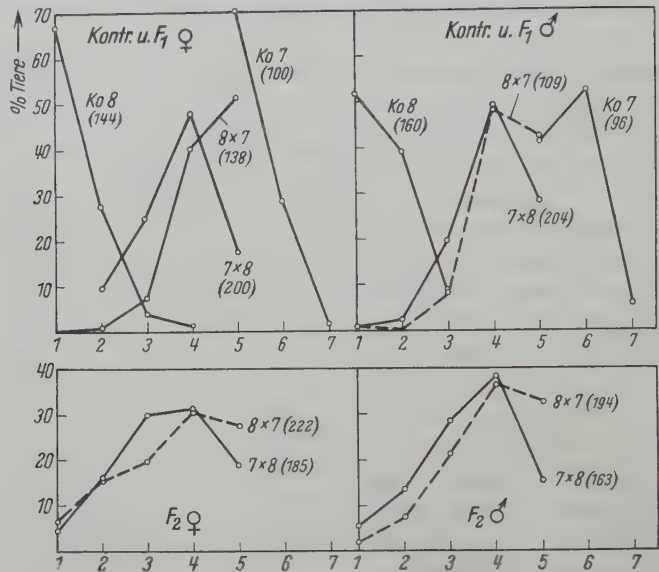


Abb. 17. Kreuzung der Stämme 7 und 8. Variationskurven der Anzahl schwarzer Schuppen des Außenfeldrandes.

Tabelle 7. Korrelation zwischen Außenfeldrand, Wurzelfeldrand und Proximalbinde.

	Dunkle Schuppen im Umfeldrand				Schwarze Schuppen im Umfeldrand			
	♀		♂		♀		♂	
	<i>r</i>	Zufalls- höchst- wert für <i>r</i>	<i>r</i>	Zufalls- höchst- wert für <i>r</i>	<i>r</i>	Zufalls- höchst- wert für <i>r</i>	<i>r</i>	Zufalls- höchst- wert für <i>r</i>
Wurzelfeldrand/Außenfeldrand.								
Stamm 7. . . .	−0,17	0,32	0,17	0,32	0,08	0,32	0,19	0,32
Stamm 8. . . .	0,12	0,27						
F <sub>1</sub> { 7 × 8. . . .	0,25	0,22	0,19	0,23	−0,004	0,22	0,02	0,23
{ 8 × 7. . . .	0,53	0,27	0,36	0,30	0,10	0,27	−0,03	0,30
F <sub>2</sub> { 7 × 8. . . .	0,35	0,24	0,37	0,25	0,41	0,25	0,29	0,25
{ 8 × 7. . . .	0,37	0,21	0,40	0,24	0,44	0,21	0,40	0,24
Wurzelfeldrand/Proximalbinde.								
Stamm 7. . . .	0,22	0,35	0,06	0,34	0,22	0,36	0,19	0,34
Stamm 8. . . .	0,20	0,25	0,22	0,25				
F <sub>1</sub> { 7 × 8. . . .	0,03	0,22	0,03	0,23	0,19	0,22	0,04	0,23
{ 8 × 7. . . .	0,20	0,26	0,08	0,29	0,14	0,27	0,05	0,29
F <sub>2</sub> { 7 × 8. . . .	0,34	0,25	0,41	0,25	0,46	0,25	0,43	0,24
{ 8 × 7. . . .	0,45	0,21	0,32	0,22	0,55	0,21	0,42	0,22
Außenfeldrand/Proximalbinde.								
Stamm 7. . . .	−0,26	0,34	0,08	0,33	−0,20	0,33	0,06	0,34
Stamm 8. . . .	0,14	0,27	0,17	0,27	0,47	0,27	0,20	0,27
F <sub>1</sub> { 7 × 8. . . .	0,03	0,22	0,02	0,22	0,17	0,22	−0,02	0,22
{ 8 × 7. . . .	−0,04	0,26	0,21	0,29	0,10	0,26	0,32	0,29
F <sub>2</sub> { 7 × 8. . . .	0,09	0,25	0,29	0,25	0,34	0,27	0,49	0,25
{ 8 × 7. . . .	0,19	0,21	0,09	0,22	0,50	0,21	0,41	0,23



Pigment entwickeln. Vollständige Schwarzfärbung geschlossener Gruppen von Untergrundschuppen findet sich bevorzugt im Bereich des Ringes. Vereinzelte schwarze Schuppen stehen aber überall im roten Felde. Auch alle Abstufungen zwischen leichter Schwarzverhüllung und tiefschwarzer Ausfärbung der Schuppen sind im Ring, wie verstreut im roten Felde vorhanden. Bei der Abschwächung des Ringes durch bestimmte Mutationen wird er überall lichter. Zugleich zieht sich die schwarze Pigmentierung auf bestimmte Bezirke zurück. Diese liegen auf den Adern  $r$  und  $cu_1$  und distal der Diskoidalquerader. Abb. 18 wurde durch

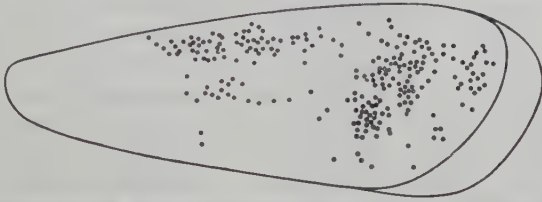


Abb. 18. Verteilung der schwarzen Schuppen auf schwach pigmentierten *R*-Flügeln. Die Punkte geben die genauen Orte aller Schuppen an, die sich auf 10 Flügeln der Klasse 2 (vgl. Abb. 19) durch verschiedene Grade der Schwarzverhüllung vom Untergrunde abheben.



Abb. 19. Klassengrenzen der Ringstärke. Zeichnung E. FREIBERG.

Aufeinanderzeichnen aller mehr oder weniger schwarzen Schuppen von 10 *R*-heterozygoten Flügeln der Klasse 2 (Abb. 19) gewonnen. Die Häufung in den genannten Arealen ist unverkennbar. Daneben findet sich aber noch ein kleines Maximum der schwarzen Schuppen am Orte des Außenfeldrandes, der auch bei stark pigmentierten *R*-Tieren nur schwach durch ausgefärbte Untergrundschuppen und die auf S. 63 erwähnten Übergangsformen zwischen Binden- und Untergrundschuppen markiert ist.

Das Vorhandensein mehrerer Inzuchtstämme mit klar verschiedener Ringstärke zeigt schon das Vorhandensein mehrerer Allele an, die dieses Phän bestimmen. Verschiedene Kreuzungen bestätigen das. Abb. 19, welche als Testserie bei der Bearbeitung der Ringstärke diente, gibt einen Eindruck von der Breite der Variabilität des Ringes. Sie ist größtenteils nach *R*-heterozygoten Tieren aus Kreuzungen der Stämme 4 und 7 sowie 1 und 2 gezeichnet worden. Hier soll nur über die Kreuzung der Stämme 1 und 2 berichtet werden, welche zeigt, daß selbst für den geringen Unterschied der Ringstärke dieser Stämme nicht ganz einfache genetische Bedingungen vorliegen.

Der Stamm 2 ist ein  $R$ -Stamm. Er ist durch längere Selektion dahin gebracht worden, daß außer der Randlinie höchstens vereinzelte, meist jedoch gar keine schwarzen Schuppen auf dem Flügel entstehen. Stamm 1 ist ein  $R^+$ -Stamm (Abb. 21). Seine Ringstärke kann wegen der gleichzeitig vorhandenen Querbinden nicht mit Genauigkeit festgestellt werden. Jedenfalls ist der Ring auch

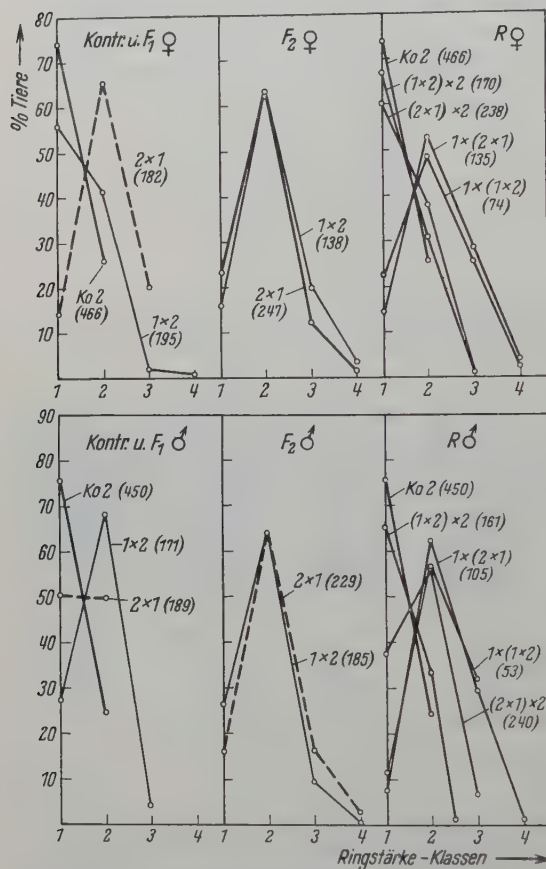


Abb. 20. Variabilität der Ringstärke in der Kreuzung der Stämme 1 und 2.

bei diesem Stamm nur schwach angedeutet. In der  $F_1$  sind die Weibchen und Männchen reziprok verschieden, jedoch die Weibchen patroclin, die Männchen dagegen matroclin (Abb. 20). Die Verschiedenheiten sind signifikant. Auch hier wurde die statistische Beurteilung nach Addition je zweier Klassen ( $1 + 2$  und  $3 + 4$ ) vorgenommen, indem die Differenz der Häufigkeit je Doppelklasse zwischen den zu vergleichenden Reihen an der maximalen Zufallsdifferenz auf ihre Signifikanz geprüft wurde. Nur die  $F_1$ -Männchen sind ihrer geringen Streuung wegen zu den Klassen 1 und 2 + 3 zusammengefaßt worden. Für die  $F_1$ -Weibchen ergibt sich: Differenz 17%, maximale Zufallsdifferenz 11,1%; für die Männchen: Differenz 22% und maximale Zufallsdifferenz 15,6%. Nach den Weibchen ist daher auf einen geschlechtsgebundenen Faktor zu schließen, nach den Männchen auf Prädetermination. Anzunehmen ist, daß auch die Weibchen prädeterminiert werden (was auch aus

den Rückkreuzungen hervorgeht), daß aber die in entgegengesetzter Richtung gehende Wirkung des X-Chromosoms die Prädetermination überwiegt. In  $F_2$  kehrt sich die relative Lage der Kurven um. Die Weibchen werden matroclin (bezogen auf die  $P$ -Generation), die Männchen patroclin. Bei beiden Kurven ist der Reziprokenunterschied nicht signifikant, so daß eine nähere Diskussion der Unterschiede auf Bedenken stößt. Da aber der Unterschied bei den Männchen in der Richtung liegt, die nach den  $F_1$ -Weibchen erwartet werden mußte, und da auch der Reziprokenunterschied der  $F_2$ -Weibchen als eine Nachwirkung der Prädetermination in die  $F_2$  einen Sachverhalt darstellt, der auch in anderen Kreuzungen gefunden wurde, können die Unterschiede wohl als real gelten. Bei den Männchen wird die Verschiedenheit der Kurven vielleicht nur

deshalb so gering, weil der mütterliche Einfluß hier dem X-Chromosom entgegenwirkt. Mit den beiden Annahmen Prädetermination und geschlechtsgebundener Faktor läßt sich die relative Lage aller Rückkreuzungskurven verständlich machen. Autosomale Gene brauchen nicht herangezogen zu werden. Erwartungsberechnungen sind hier nicht möglich, weil einerseits die Ringstärke des Stammes 1 nicht feststellbar ist und andererseits die Stärke des mütterlichen Einflusses in  $F_2$  nicht geschätzt werden kann. Man kann aber erwarten, daß bei den Weibchen im Falle der Verschiedenheit autosomaler Allele bei den beiden Stämmen die Klasse 1 in den beiden Rückkreuzungen Stamm 1  $\times$   $F_1$  wesentlich schwächer besetzt ist als in  $F_2$ , weil die Stamm 2 entsprechenden Homozygoten ja in diesen Rückkreuzungen vollständig fehlen müßten. Für die Männchen gilt mit Rücksicht auf den Erbgang des X-Chromosoms diese Erwartung nur bezüglich der Übereinstimmung mit der  $F_2$   $2 \times 1$ . In der Tat ist weitgehende Übereinstimmung der Besetzung der Klasse 1 und des ganzen Kurvenverlaufes dieser Rückkreuzungen und der  $F_2$  vorhanden. Für die Deutung der vorliegenden kleinen Differenzen

Tabelle 8. Mittelwerte der Stärke des Wurzelfeldrandes von  $R^+$ -Tieren aus der Kreuzung der Stämme 1 und 2.

	♀	♂
$F_2$ . . . . .	$1,34 \pm 0,14$	$1,74 \pm 0,23$
Rückkreuzung mit Stamm 1 .	$2,11 \pm 0,17$	$2,53 \pm 0,18$

dürfte die Prädetermination durch Stamm 1 in der Rückkreuzung genügen. Auch die Übereinstimmung der Rückkreuzung  $(1 \times 2) \times 2$  mit dem Stamm 2 (bei Weibchen und Männchen) bietet keinen Anhaltspunkt für eine Interpretation, die autosomale Gene fordert. Daß die Rückkreuzung  $(2 \times 1) \times 2$  bei den Weibchen mit den zuletzt genannten Kurven übereinstimmt und bei den Männchen stark davon abweicht, bestätigt wieder die Bedeutung des X-Chromosoms. Der geschlechtsgebundene pigmentvermindernde Faktor, den der Stamm 2 in diese Kreuzung bringt, dürfte mit  $he_x$  identisch sein, denn der Stamm 8, für dessen X-Chromosom der Faktor  $he_x$  benannt wurde, ist aus einer Kreuzung mit Stamm 2 hervorgegangen. Vermutlich besitzen beide Stämme das gleiche X-Chromosom.

Eine Kreuzung von Stamm 2 mit einem phänotypisch Stamm 1 gleichen Stamme, der inzwischen verlorengegangen, lieferte vor einigen Jahren ganz gleichartige Ergebnisse. In anderen Kreuzungen, z. B. zwischen den Stämmen 4 und 7, sind auch autosomale Gene bekannt geworden, die die Ringstärke wesentlich beeinflussen. Auch dort erscheinen aber Prädetermination und an das X-Chromosom gebundene Wirkungen als mitbestimmend.

Die Wirkung eines geschlechtsgebundenen aufhellenden Faktors auf die Anzahl der dunkel ausgefärbten Schuppen des Wurzelfeldrandes ist auch in der Kreuzung der Stämme 1 und 2 nicht zu erkennen. Bei den in  $F_2$  und Rückkreuzungen herauspaltenden  $R^+$ -Tieren wurde diese Zählung durchgeführt ( $R$ -Tiere haben praktisch keine dunklen Schuppen im Wurzelfeldrand). Dabei ergab sich, daß ihre Anzahl in allen 4 Rückkreuzungen mit Stamm 1 und ebenso innerhalb der reziproken  $F_2$  gleich groß ist. Das schließt eine spezielle Wirkung X-gebundener Gene und Prädetermination aus. Ein deutlicher Unterschied, der jedoch zwischen  $F_2$  einerseits und Rückkreuzungen andererseits vorliegt, besagt, daß der Stamm 2 mit  $R$  nicht gekoppelte Gene führt, welche die Anzahl der ausgefärbten Schuppen des Wurzelfeldrandes herabdrücken (Tabelle 8). Das X-Chromosom



wirkt also hier wie in der Kreuzung der Stämme 7 und 8 (s. S. 78) nicht auf die Summe der überhaupt dunkel ausgefärbten Schuppen im Wurzelfeldrande ein.

Eine rein autosomal bedingte und monohybrid spaltende Verschiedenheit des Wurzelfeldrandes fand sich in einer Kreuzung der Stämme 1 und 5.

### Entwicklungsphysiologische Zusammenhänge.

#### *Determination des Zeichnungsmusters und der Färbung.*

Die verschiedenen Feldgliederungssysteme der Flügelfläche, welche im Farbmuster zum Ausdruck kommen, stehen nicht beziehungslos nebeneinander. Es lassen sich entwicklungsphysiologische Zusammenhänge zwischen ihnen aufzeigen. Wie sich schon aus den genetischen Abschnitten ergeben hat, kann von den meisten der gefundenen Mutationen nicht behauptet werden, daß sie nur ein bestimmtes der morphologisch abgeleiteten Systeme beeinflussen. Geringere oder stärkere Wirkungen auf andere Systeme waren fast immer gleichzeitig nachzuweisen. Scharf trennen kann man also die genetischen Entwicklungsbedingungen der verschiedenen Systeme nicht. Andererseits aber beweist z. B. die Mutation *R*, daß sehr wohl die Manifestation eines Gliederungssystems (des Querbindensystems) nahezu ganz unterbleiben kann (also mindestens die letzten Schritte seiner Phänogenese nicht getan worden sind), ohne daß ein anderes deshalb mit ausfällt. An anderen Systemen entstehen dabei nur geringe Abänderungen.

Die genetische Variabilität des Ringes bringt mit großer Deutlichkeit *Beziehungen zwischen roter und schwarzer Färbung* zum Ausdruck. Vergleicht man Flügel der Stämme 2 und 3 (Abb. 19 und 21), die ja beide *R*-Stämme sind, so findet man neben dem Unterschied bezüglich der schwarzen Zeichnung wesentliche Verschiedenheiten des Rot dieser beiden Stämme. Erstens ist, was in den Zeichnungen nicht zum Ausdruck kommt, beim Stamm 3 (wie schon auf S. 80 beschrieben) das Rot stark schwarzverhüllt und zweitens liegt die Grenze zwischen Rot und Weiß an dem Ort der hier nicht differenzierten Proximalbinde, während sie beim Stamm 2, der Abb. 3d entsprechend, weiter distal liegt. Die Schwarzverhüllung variiert mit der Ausprägungsstärke des Ringes und verschwindet bei Flügeln mit schwachem Ring. Das kann in spaltenden Zuchten aus Kreuzungen gut verfolgt werden. Desgleichen *variiert die Lage der Rot/Weiß-Grenze mit der Stärke des Ringes*. Nur ist schon bei Erscheinen weniger schwarzer Schuppen die Rot/Weiß-Grenze am Grenzmusterort 2 (Abb. 1b) zu finden. Die Klassengrenze 1/2 (Abb. 19) zeigt noch ein Übergreifen des Weiß in der Diskoidalzelle. Schon von der Klassengrenze 2/3 an liegt die Feldgrenze eindeutig auf dem Grenzmusterort 2. Die positive Korrelation zwischen Ringstärke (nach Abb. 19 gemessen) und Breite des roten Feldes (von der Grenze zwischen Rot und Weiß auf  $cu_1$  bis zur Flügelspitze) zeigt einen Zusammenhang zwischen den beiden Merkmalen an ( $r = 0,24$ , Zufallshöchstwert = 0,20). Sie wurde bei der Kreuzung der Stämme 4 und 7 an 235 roten Weibchen aus der Rückkreuzung mit Stamm 4 festgestellt. Keine gesicherte Korrelation findet sich bei der Rückkreuzung mit Stamm 7 ( $r = 0,11$ , Zufallshöchstwert = 0,25,  $n = 148$ ). Der phänotypische Unterschied der *R*-Tiere in diesen beiden Rückkreuzungen besteht darin, daß in der ersten die niederen Stärkeklassen des Ringes weitaus überwiegen und in der zweiten die hohen. Diese Korrelationsbeziehungen werden dadurch verständlich, daß schon geringe

Verstärkung des Ringes zu maximaler Ausdehnung des Rot führt. Die Ringstärke ist polygen bedingt. *Durch die Gene, welche das Schwarz vermehren, wird auch die Bildung roten Pigmentes begünstigt.* Die Testserie Abb. 19 stellt danach eine Serie zunehmender allgemeiner Pigmentierungsstärke dar, welche neben der Zunahme der Anzahl schwarzer Schuppen von links nach rechts charakterisiert ist durch die Auffüllung des Rot bis zu seiner Ausbreitungsgrenze, ferner durch zunehmende Intensivierung der Schwarzverhüllung des Rot bei Erhaltung des Intensitätsgefälles innerhalb des Rot und durch Übergang der Farbe des hellen Diskoidalqueraderfleckes von Gelblichweiß bis zu einem ziemlich dunklen Rot. *Die an der Verstärkung des Ringes beteiligten Gene bewirken also eine Hebung des „Pigmentierungsniveaus“ des ganzen Flügels.* Hier erhebt sich nun die Frage, ob die Gene, welche diese Variabilität bedingen, die Musterbildung nur dadurch beeinflussen, daß sie bestimmte, ohnedies determinierte Musterelemente mit Pigment ausfüllen und dadurch sichtbar machen oder ob sie zugleich die Lokalisation von Musterelementen (Ort der Feldgrenze, Größe des Ringes) determinieren. An *R*-Tieren ist diese Frage nicht zu entscheiden, weil hier die Pigmentierung das einzige Kennzeichen der vollzogenen Musterdetermination ist und mit ihrem Rückgang auch die Musterelemente verkleinert werden.

Die eben gestellte Frage kann man jedoch an *R*<sup>+</sup>-Tieren weiter verfolgen. Es sind ja auch *R*<sup>+</sup>-Stämme mit sehr verschieden starkem Ring vorhanden. Ist der Ring sehr schwach, wie z. B. im Stamm 1, so zieht sich die Grenze zwischen Weiß und Rot nach dem gleichen Muster wie beim Stamm 2 vom Grenzmusterort 2 (Abb. 1 b) zurück und das Weiß dringt auf der Diskoidalzelle und in der hinteren Hälfte des Flügels in das Zentralfeld vor. Die Feldgrenze des Farbsystems nimmt damit einen Verlauf wie beim Stamm 2. An den Stellen, an denen das Weiß ins Zentralfeld hineinreicht, ist die Proximalbinde aufgehellt. Das heißt es stehen hier in der *P* Bindenschuppen, die verblaßt schwarz oder auch rot oder gelb sind. Auch die schwarzen Schuppen, die nicht unmittelbar in den genannten Arealen stärkster Aufhellung stehen, sind auf diesen Flügeln oft schwächer ausgefärbt. Die Ausfärbung des Schwarz der Querbinden macht also die Intensitätsschwankungen des Rot mit und fügt sich damit in das Gefällesystem ein, welches für die rote Färbung beschrieben wurde (S. 58). Noch drastischer zeigt sich das beim Stamm 8, in welchem durch die Mutationen *he<sub>s</sub>* und *he<sub>x</sub>*, sowie die Modifikatoren eine weit stärkere Minderung der gesamten Ausfärbung bedingt wird. Der Ring ist beim Stamm 8 nicht ausgefärbt. Die bei diesem Stamm gefundenen Gradienten der Schwarzausfärbung liegen genau parallel zu denen des Rot: Proximal ist die Pigmentierungshemmung am stärksten (*P* heller als *D*), in der hinteren Hälfte des Flügels stärker als in der vorderen, in den Querbinden an den Enden stärker als in der Mitte, wobei in der *P* die Pigmentierung im Bereich der Ader *cu*<sub>1</sub> häufig ein Maximum zeigt. Im Bereich der Ader *r*, bzw. direkt am Vorder- und Hinterrande, wo man nach der Parallelität mit dem Gefälle des Rot Maxima erwarten sollte, fehlen sie, weil hier der Einfluß des Marginalfeldes das Schwarz vermindert. *So werden bei submaximaler Schwarzausfärbung auch in den Querbinden die Intensitätsgradienten der Pigmentierung sichtbar, welche für das Farbsystem so charakteristisch sind.* Insbesondere das Pigmentmaximum im Zuge der *cu*<sub>1</sub>, das wie ein Sektorialfeld in die Flügelfläche vorstößt, zeigt sich in gleicher Weise in roten Arealen und schwarzen Querbinden.

Die Depigmentierung von Teilen des Querbindensystems bei den Stämmen 1 und 8 erlaubt nun die Frage nach dem Zusammenhang von *Musterdetermination* und *Pigmentierungsniveau* einen Schritt weiter zu verfolgen. Die Querbinden sind ja aus Bindenschuppen aufgebaut. Im Falle der genetisch bedingten Ausfärbungshemmung bleibt der morphologische Typ der Bindenschuppen voll erhalten und man kann durch Wechseln der Richtung des Lichteinfalles eine stark depigmentierte *P* verschwinden oder hervortreten lassen. Für das Querbindensystem ist also klar, daß eine Musterdetermination erfolgt, die von der Determination des Pigmentierungsniveaus ganz unabhängig ist. Da nun der Stamm 8 aus einer Kreuzung mit dem Stamm 2 hervorgegangen ist, ist es sicher, daß mindestens ein Teil der in diesen Stämmen vorhandenen Aufhellungsgene identisch ist (z. B.  $he_1$ , vielleicht auch  $he_8$ ). Eine gleichsinnige Wirkung dieser Gene auf den Ring, auf die Abgrenzung Rot gegen Weiß und auf das Pigment des Diskoidalqueraderfleckes wie auf die Querbinden ist daher wahrscheinlich. *Die Determination der Flügelzeichnung bei Plodia besteht also einerseits in der Festlegung eines Musters verschiedener Reaktivität der Zellen gegenüber unabhängig davon auftretenden Ausfärbungsbedingungen und andererseits in der Dosierung dieser Ausfärbungsbedingungen*, also der Bestimmung des genetisch sehr variablen Pigmentierungsniveaus. Die Abänderungen des Zeichnungsmusters, welche als sekundäre Folge des Pigmentschwundes bei bestimmten Genotypen entstehen, haben mit der Determination des Musters nur insofern etwas zu tun, als ihr Fortschreiten dem jeweiligen Gradienten des Zeichnungsmusters folgt. Denn *die Reaktivität der Zellen innerhalb eines Zeichnungselementes kann gefälleartig abgestuft sein*. Die mit steigendem allgemeinem Ausfärbungsniveau des Flügels zunehmende allseitige Ausbreitung des Ringes innerhalb des roten Feldes ist kaum anders zu deuten als mit einer zur Peripherie des Flügels hin abnehmenden Bereitschaft der Zellen zur Reaktion auf die Ausfärbungsbedingungen. Würde das Schwarz des Ringes ohne eigene Musterdetermination nur den Maxima ansonst vorhandener Gradienten folgend sich anordnen, so müßte statt des Ringes eine Schwärzung von der Peripherie des Flügels ausgehend in einer Anordnung wie auf Abb. 3d oder e entstehen. Obgleich also in niederen Ringstärkeklassen die Entstehungsorte der schwarzen Schuppen deutliche Beziehungen zu gewissen Intensitätsmaxima des Farbsystems zeigen, folgt die Zunahme des Ringes in den hohen Klassen nicht dem Gefälle des Farbsystems, sondern einem eigenen zentrifugalen Gradienten. Die Determination des Ringes besteht also in der Festlegung eines Gefälles abnehmender Bereitschaft zur Schwarzausfärbung. Für die Entstehung solcher Farbgefälle hat HENKE (1948, S. 245) die Abnahme eines Determinationsstoffes nach den Rändern des Musterelementes zu angenommen.

Im Vorhergehenden ist wiederholt auf die Parallelität der Ausfärbungsstärke innerhalb der schwarzen Querbinden mit dem Gefälle der Farbstärke des roten Feldes hingewiesen worden. Da es sich um gleichsinniges Verhalten verschiedener Pigmente handelt, muß geschlossen werden, daß hier allgemeinere Bedingungen der Ausfärbung zugrunde liegen, welche als Gefälle auf dem Flügel angeordnet sind. Nach den vorstehenden Überlegungen ist es höchst wahrscheinlich, daß Gefälle der Reaktionsfähigkeit der Schuppenbildungszellen auf bestimmte Ausfärbungsbedingungen vorliegen. Es ist aber möglich, daß außerdem gerade solche „Ausfärbungsbedingungen“ nicht homogen, sondern in Gefällen aus-



gebildet sind. Sehr auffällig ist, daß Farbsystem und Marginalsystem so viel Ähnlichkeit im Verlauf der Abgrenzung von zentralem und peripherem Teil haben. Diese beiden Systeme können nach den Abb. 3d und e als die Markierung zweier Stufen im gleichen Gradientensystem betrachtet werden. Sie brauchen vielleicht nur quantitativ verschieden sein. Betrachtet man aber die Schuppenmerkmale, aus deren Verteilung die Feldgrenzen abgeleitet worden sind, so finden sich Phäne von starker Gegensätzlichkeit. Das Farbsystem ist durch ein zentripetales Gefälle der Ausfärbung von Rot mit einem Maximum der Farbstärke am Flügelrande und in einem Sektor, welcher der  $cu_1$  folgt, charakterisiert. Das Marginalsystem hat ein zentrifugales Gefälle der Farbstärke mit dem Minimum am Flügelrande, wobei das Verblassen ganzer Schuppen nur die schwarzen betrifft, während schwarze und rote Schuppen mit weißen Spitzen versehen werden. Es ist daher nicht denkbar, daß nur ein quantitativer Unterschied der gleichen Wirkung auf die Pigmente die Feldgrenzen beider Systeme bestimmt. Vielmehr muß geschlossen werden, daß *die vergleichbaren Lagebeziehungen der beiden, ihrer Natur nach verschiedenen Systeme durch im Flügel vorgegebene Verhältnisse verursacht werden*, welche man als ein „primäres Gradientensystem“ bezeichnen kann. Das der  $cu_1$  folgende Maximum im primären Gradientensystem könnte eine physiologische Voraussetzung für die Entstehung der Sektorialfelder sein, welche von LEMCHE (1937) und HENKE und KRUSE (1941) bei anderen Schmetterlingen beschrieben worden sind.

Die geschilderten Verhältnisse führen zu der Notwendigkeit, *zwischen Determinationsvorgängen zu unterscheiden, welche die Gliederung des Zeichnungsmusters determinieren, und solchen, die die Gesamtintensität der Ausfärbung (das Pigmentierungsniveau) bestimmen*. Beides sind Musterdeterminationsvorgänge, da ja auch durch eine starke Änderung des Pigmentierungsniveaus Teile der Zeichnung ausgelöscht werden können. Durch die Determination der Gliederung des Zeichnungsmusters werden nicht absolute Farbwerte von Schuppen festgelegt, sondern nur relative Unterschiede der Ausfärbbarkeit hergestellt. Das primäre Gradientensystem gehört zu den Entwicklungsfaktoren, welche örtlich bestimmte Differenzen der relativen Ausfärbbarkeit verursachen, da es der Anordnung der Gradienten im Farb- und Marginalsystem die Richtung gibt. Wie das geschieht, ob durch ein im Epithel entstehendes Muster oder vielleicht durch eine bestimmte Ordnung von Zirkulationsverhältnissen, ist vorläufig unbekannt. Das voneinander unabhängige Variieren der Musterdetermination und des Pigmentierungsniveaus läßt es also als unbefriedigend erscheinen, hier von einer Determination des Querbindenmusters oder auch des Ringes als einer „Determinations schwarzer Schuppen“ an bestimmten Orten zu sprechen. Es werden einerseits regionale Verschiedenheiten der Ausfärbbarkeit und andererseits die Gesamtpigmentierungsstärke determiniert. Die Festlegung der regionalen Verschiedenheiten kann in einem gegebenen Areal auch in mehreren Stufen geschehen, indem sich z. B. Querbindendetermination und dem primären Gradientensystem folgende Gefälle überlagern. Dann hängt es nur von der Höhe des Pigmentierungsniveaus ab, ob eine gegebene Stelle in der Querbinde schwarz, rot, gelb oder gelblichweiß ausgefärbt wird.

Die Gene, welche die verschiedenen Ausprägungen des Ringes bei verschiedenen Stämmen bewirken, sind Determinatoren des Pigmentierungsniveaus. Sie

beeinflussen mit der gesamten Ausfärbung auch die Helligkeit des Diskoidaladerfleckes. Bei schwach ausgebildetem Ring ist dieser gelblich oder hellrot und besitzt zwei Helligkeitsmaxima auf den Enden der Diskoidalquerader. Mit dem Stärkerwerden des Ringes wird er dunkler und parallel damit verschwinden die Helligkeitsmaxima. Aus dem dreizonigen Ocellus (von innen nach außen: gelb, rot, schwarz) wird ein zweizoniger (rot, schwarz). In den letzten auf dunkle Ausfärbung selektierten Zuchten des Stammes 7 kommt es sogar schon vor, daß von dem hellen Diskoidalqueraderfleck nur noch zwei dunkelrote Punkte an den Orten der beiden Helligkeitsmaxima übrigbleiben, die völlig von Schwarz umgeben sind. In Extremfällen ist nur noch der eine (vordere) rote Fleck erhalten.



Abb. 21. Flügel von je drei Stämmen mit (links) niedrigem und (rechts) hohem Pigmentierungsniveau. Die angegebenen Zahlen sind die Nummern der Inzuchtstämme. R-Stämme: 2 und 3. R<sup>+</sup>-Stämme: 1, 8, 9 und 7. Zeichnung E. FREIBERG.

Hier hat man also alle Stufen des von HENKE (1936) als Verarmung bezeichneten Rückbildungsvorganges der Gliederung eines Zeichnungsmusters vor sich, den er vergleichend morphologisch erschlossen hat (vom Zentrum des Ocellus her fortschreitender Ausfall der Farbzonen) und kann sie auf die Mutationen des Pigmentierungsniveaus beziehen. Auf das Pigmentierungsniveau wirken wohl auch die *he*-Faktoren außer *he*<sub>12</sub>, dessen Wirkung unabhängig vom Gradientensystem ist. Der in der F<sub>2</sub> aus der Kreuzung der Stämme 7 und 8 gefundene Konkurrenzeffekt in der Ausfärbung roten und schwarzen Pigmentes bei *he*<sub>8</sub>-Tieren paßt gut zu den parallelen Reaktionen dieser Pigmente auf das jeweilige Niveau der Pigmentierungsstärke, indem beide Erscheinungen durch gemeinsame stoffliche Vorbedingungen dieser 2 Pigmente gedeutet werden können. Abb. 21 zeigt nebeneinander je 3 Stämme von hohem und niederem Pigmentierungsniveau.

Die in dieser Darstellung besonders betonte phäno-genetische Bedeutung *gefälleartig auf dem Flügel verteilter Epitheldifferenzierungen* ist auch bei früheren Arbeiten an anderen Objekten schon in Erscheinung getreten, wenn auch nicht immer klar als solche angesprochen worden. Schon in HENKES Arbeiten (z. B. 1936) findet sich der ausdrückliche Hinweis darauf, daß Feldgrenzen den Charakter ausgedehnter Gefälle tragen können und ferner die Vorstellung, daß gefälle-

artige Ausbildung eines Zeichnungselementes durch ein entsprechendes Konzentrationsgefälle eines Determinationsstoffes bedingt werde (1948). Besonders wichtig für den Vergleich mit *Plodia* sind aber die Arbeiten von ZARAPKIN (1930a und b, 1933, 1937) und TENENBAUM (1931) an der *Elytrenzeichnung von Coccinelliden*. Die „gerichtete Variabilität“ dieser Objekte (*Epilachna*, *Adalia*, *Propylea*, *Coccinella*) ist ein klares Beispiel für ein in Abhängigkeit vom Pigmentierungsniveau variierendes Zeichnungsmuster, dessen Varianten sich zu gerichteten Reihen ordnen lassen, weil die quantitativen Schwankungen der Pigmentierungsstärke bestimmten Gradienten folgen. Das heißt, bei Herabsetzung der Menge schwarzen Pigmentes auf dem Flügel beginnt die Verkleinerung der schwarzen Flecken an einem oder zwei ganz bestimmten Flecken und greift von dort aus mit steigender Pigmentverminderung auf weitere Flecken in gesetzmäßiger Reihenfolge über. Dabei liegen die Orte der schwarzen Fleckzeichnung im hellen Vormuster fest und werden unabhängig von der Ausfärbungsstärke des Schwarz determiniert und variieren unabhängig von dieser. Gegenüber den bisherigen Beobachtungen an *Plodia* (das vorliegende Material stammt praktisch ganz aus einer Herkunft) gibt es aber bei den Coccinelliden genetisch bedingte Variationen der Gradientensysteme. Denn die Unterschiede der Gerichtetheit der Variabilität, durch welche bestimmte Populationen sich unterscheiden, setzen Verschiedenheiten des Gradientenmusters voraus. Der Gefällecharakter ist bei den Coccinelliden nicht so evident wie bei *Plodia*, weil das Fleckenmuster diskontinuierlich ist. Im kontinuierlichen Muster des Farbsystems von *Plodia* sind die Gefälleverhältnisse sinnfälliger. Die Querbinden von *Plodia* sind wenigstens in der Längsachse des Flügels diskontinuierlich. Dadurch bilden sie in dieser einen Richtung weiter auseinanderliegende Teile des Gradientenmusters ab. Erst eine Auflösung der Binden in Fleckenreihen (die z. B. bei *Ephesia* vorkommt) würde die Diskontinuität der Zeichnung so weit treiben wie bei den Coccinelliden. Die Art des Variierens der einzelnen Elytrenflecken zeigt, daß auch innerhalb eines jeden sich verkleinernden Fleckes die Pigmentreduktion bestimmten Gradienten folgt, und daß auch diese Gradienten von Population zu Population variieren können. ZARAPKIN gibt an (1930b, S. 751), daß die Faktoren, welche die Gerichtetheit (mit anderen Worten das Gradientenmuster) bedingen, viel weniger variieren als die, welche die Pigmentmenge beeinflussen.

ZARAPKIN wie auch TENENBAUM bedienen sich zwar nicht der Ausdrücke Gradientensystem oder Gefälle. Jedoch haben sie die gerichtete Variabilität auf unterschiedliche Epitheldifferenzierungen zurückgeführt und von einer „*Gradation*“ der *Wahrscheinlichkeit des Zustandekommens der Flecken* gesprochen (ZARAPKIN 1930a, S. 734). Diese Deutung schließt die Gradientenvorstellung praktisch ein. Besonders zeigt sich das Zugrundeliegen der Vorstellung eines Gefälles bei der phänogenetischen Deutung des Falles einer auffallend starken Ausbildung bestimmter Elytrenflecken bei völligem Fehlen bestimmter anderer: „... bloß die Flecken mit niedrigen Reaktionsstufen werden ausgefärbt“ (S. 734). Setzt sich eine Population aus Tieren zusammen, bei denen viele Abweichungen von der Gerichtetheit der Variabilität auftreten, so nimmt ZARAPKIN an, daß deren Gewebedifferenzierung sich „auf frühem Stadium“ befinde. Handelt es sich um eine Population mit strenger Gerichtetheit, so wird auf „fortgeschrittene Gewebedifferenzierung“ geschlossen. Dies beides wäre in der hier geübten



Terminologie als Gefälle geringerer oder größerer Steilheit bzw. Konzentrationsunterschiede zu bezeichnen, was aber kein Widerspruch zur Bezeichnungsweise ZARAPKINS sein muß. Fortgeschrittene Differenzierung kann mit steilerem Gefälle identisch sein.

Weitere Fälle, in denen ein quantitativ variierendes Phän bestimmten in der Differenzierung des reagierenden Gewebes vorgezeichneten Gradienten folgt, wurden von TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1931) bei *Drosophila funebris* beschrieben. Die Mutationen  $v^{ti}$  und  $Va'$  verursachen *Aderunterbrechungen*, deren Expressivität mit dem genotypischen Milieu und individuell schwankt. Die Einzelvarianten der Aderunterbrechungen können zu gerichteten Variationsreihen geordnet werden, welche je nach der Zusammensetzung des Restgenoms verschiedenartige Gerichtetheit zeigen. Auch TIMOFÉEFF spricht nicht von Gefällen, sondern nur von unterschiedlicher „Gewebebereitschaft“. Er stellt diese aber in einem Schema (seine Abb. 5) mit Strichen kontinuierlich abnehmender Stärke, also als Gefälle, dar.

Ganz offenbar zeigt auch die Wirkung der *scute*-Allele auf das dorsale *Borstmuster des Thorax und Kopfes von Drosophila melanogaster* Beziehungen zu den zitierten Fällen. C. STERN (nach einem Vortrag aus dem Jahre 1951 zitiert) hat jüngst auf die phänogenetische Bedeutung gefälleartiger Differenzierungen im borstenbildenden Epithel hingewiesen, die aus Untersuchungen über die Wirkung von *sc*-Allelen erschlossen waren. Meines Wissens sind diese Ergebnisse noch nicht publiziert worden. Sie können deshalb hier nicht herangezogen werden<sup>1</sup>. In der alten Diskussion R. GOLDSCHMIDTS (1931) gegen die entwicklungsphysiologische Deutung des „Treppenallelomorphismus“ durch die Schule SEREBROWSKYs kommen aber Vorstellungen zum Ausdruck, die man mit der Gradientenvorstellung nahezu identifizieren kann. GOLDSCHMIDT bedient sich des Bildes von Determinationsströmen, welche sich von bestimmten Punkten ihres Wirkungsfeldes, den „Austrittsstellen“, her ausbreiten. Setzt man die Austrittsstellen den Maxima der Gradienten gleich, so können die Beobachtungstatsachen ebenso gut als Auswirkungen von Gradientenfeldern verstanden werden. Im Falle der *sc*-Wirkung nimmt GOLDSCHMIDT mindestens 5 dorsale Austrittsstellen an, welche jederseits im Bereich des Thorax und Kopfes liegen. Damit läge ein kompliziertes Gradientensystem, wie das der Coccinellidenelytren vor. Auf den Elytren zeigte sich je ein Gradientensystem für jeden Fleck, das die charakteristischen Formänderungen des Fleckes im Verlauf der Größenvariation bedingt und ferner ein übergeordnetes Gradientensystem, das die spezifische Reihenfolge der Fleckenausfärbung bzw. -rückbildung ordnet. Im *sc*-Falle würden die 5 oder mehr jederseits dorsal vorhandenen Austrittsstellen den Gradientenmaxima in der Fleckenmitte auf den Elytren entsprechen und ein übergeordnetes Gradientensystem ebenfalls vorhanden sein, welches die Begünstigung dieser oder jener Austrittsstellen verursacht und durch seine genetische Variabilität den „Treppencharakter“ der Borstenvariationen bestimmt. Beide Arten von Gradienten müßten durch die *sc*-Allele beeinflusst werden. Unter Gradienten wäre auch hier

<sup>1</sup> Eine neue Untersuchung von ROSIN (1952) an Trägern der Mutation *Pearl* von *Drosophila melanogaster* hat ebenfalls dargetan, daß im Borstenfelde eine gefälleartige Differenzierung vorliegt. Borsten, deren Standort im Borstenfelde individuell variiert, sind desto kürzer, je näher sie der Peripherie des Borstenfeldes stehen.

ein Gefälle der Reaktionsbereitschaft zur Durchführung einer Morphogenese zu verstehen, die das Wirkungsfeld für einen hernach auftretenden Realisator der Morphogenese gliedert.

Die Einwendungen von DUBININ und FRIESEN (1932), durch welche die Deutung GOLDSCHMIDTS widerlegt werden soll, scheinen mir nur die genetisch bedingten Variationen der Gradientenfelder unter dem Einfluß der *sc*-Allele zu bestätigen und deshalb den hier angenommenen entwicklungsphysiologischen Plan der Phänogenese nicht zu gefährden, der ja für die Maxima (oder Austrittsstellen) keine in der morphologischen Struktur des Organismus streng vorgegebenen Orte fordert.

Die Heranziehung all dieser Objekte aus der Literatur (deren Anzahl sich vermehren ließe) erscheint mir deshalb als wichtig, weil meine Beschreibung der Befunde an *Plodia* den Eindruck erwecken könnte, als müßten unter Gradienten, welche für die Musterbildung bedeutungsvoll sind, Epitheldifferenzierungen verstanden werden, die in einsinniger Weise den Achsen des Organes zugeordnet sind, welches das Muster trägt. Der Vergleich mit den anderen Objekten zeigt aber, daß der augenblickliche Stand bei *Plodia* (Konstanz der Gradientenanordnung) wahrscheinlich nur ein Spezialfall ist, der bei Bekanntwerden weiterer Mutationen leicht einer Revision unterliegen kann.

#### *Beziehungen zwischen Feldgrenzen verschiedener Systeme.*

Der wildfarbige Flügel mit dem exakten Zusammenfallen von Rot/Weiß-Grenze und Proximalbinde drängt die Frage nach den Beziehungen zwischen den Grenzbildungen des Farb- und Querbindensystems auf, besonders da die andere Grenze des Zentralfeldes, die Distalbinde, nicht zugleich eine Farbgrenze ist. Tiere niedrigen Pigmentierungsniveaus zeigen das schon beschriebene Unscharfwerden der Rot/Weiß-Grenze verbunden mit deren Zurückweichen nach distal. Die Grenze ist also nicht in jedem Falle an die Proximalbinde gebunden. Andererseits wird aber auch bei hohem Pigmentierungsniveau niemals die *P* flügelwurzelwärts überschritten. Der Grenzmusterort 2 ist die Grenze für die maximale Ausbreitung des Rot. Diese Grenze wird auch bei *R*-Tieren eingehalten. Die Differenzierung der Proximalbinde ist also keine Vorbedingung für eine scharfe Abgrenzung des Rot. Es ist nun denkbar, daß die proximale Grenze des Rot sich entweder an den Grenzmusterort 2 anlehnt oder an die Ausbreitungsgrenze des Zentralfeldes, die in der Normogenese mit dem Grenzmusterort 2 zusammenfällt. Die Entscheidung für die zweite Möglichkeit brachten Brennversuche. Wie bei *Ephestia*, *Abraxas* (KÜHN und v. ENGELHARDT 1933 und 1936) und *Lymantria* (HENKE 1943) werden die proximale und distale Grenze des Zentralfeldes, und damit die Querbinden *P* und *D*, auch bei *Plodia* in der jungen Puppe als Grenzlinien eines Ausbreitungsfeldes festgelegt. Wird die *P* durch einen an der jungen Puppe gesetzten Brenndefekt auf die Flügelmitte zu, also in das prospektive rote Feld hinein verlagert, so wird auch die Grenze des Rot entsprechend zurückgedrängt. Abb. 22 gibt einen dieser Fälle wieder. Die proximale Grenze des Rot wird also durch einen Ausbreitungsvorgang bestimmt, der in dieser Region flügelwurzelwärts läuft und zeitlich ungefähr mit dem Ausbreitungsvorgang zusammenfällt, welcher die Grenzen des Zentralfeldes determiniert. Die *R*-Tiere, auf deren Flügeln kein Zentralfeld durch sichtbare Grenzbildungen differenziert ist, scheinen

zunächst im Widerspruch hierzu zu stehen: auch bei ihnen liegt die Rot/Weiß-Grenze auf dem Grenzmusterort 2, sofern nur ihr Pigmentierungsniveau hoch genug liegt. Man kann hier die Rot/Weiß-Grenze mit der Zentralfeld/Umfeld-Grenze vergleichen, welche bei *Ephesia* unter der Wirkung der Mutation *Us* (ungegliedertes Symmetriesystem, SCHWARTZ 1945) entsteht. *Us* unterdrückt die Differenzierung der Querbinden. Dunkles Umfeld und graues Zentralfeld grenzen bei *Us*-Homozygoten unmittelbar aneinander. Bei beiden Objekten findet ein Ausbreitungsvorgang im Flügelepithel der jungen Puppe statt, der diese Grenzen bestimmt. Abb. 23 zeigt einen *Us*-Flügel, der in frühem Puppenstadium einen Brenndefekt erhielt. Den entsprechenden Versuch an *R-Plodia* (Stamm 3, Operation im Alter von 12—18 Std nach der Verpuppung) stellt



Abb. 22.

Abb. 23.

Abb. 24.

Abb. 22. Ausgefärbte Puppenflügel. Der rechte Flügel (im Bilde links) erhielt im Puppenalter von 12—18 Std einen Brenndefekt in der proximalen Hälfte des präsumptiven Zentralfeldes. Zeichnung E. FREIBERG.

Abb. 23. Ausgefärbte Puppenflügel einer *Us-Ephesia*. Die junge Puppe erhielt einen Brenndefekt im präsumptiven Zentralfelde des rechten Flügels. Zeichnung E. FREIBERG.

Abb. 24. Ausgefärbte Puppenflügel eines *R*-Tieres nach Defektsetzung an der 12—18 Std alten Puppe im präsumptiven Areal des Ringes. Zeichnung E. FREIBERG.

Abb. 24 dar. In beiden Fällen ist die Feldgrenze in das präsumptive Zentralfeld hineinverlegt. Zum Nachweis des Ablaufens eines Ausbreitungsvorganges, der dem der obengenannten Objekte gleicht, gehört mehr als dieser eine Versuch. Man kann aber nach der Analogie mit jenen Objekten (auch nach weiteren, hier nicht zu beschreibenden Versuchen an *Plodia*) schließen, daß die hier (Abb. 22, 23 und 24) gezeigten Zentralfeldverkleinerungen auf Hemmungen eines Ausbreitungsvorganges durch die Wirkung der Operation zurückgehen. *Es wird also auch in den Fällen, in denen die Ausbildung einer Querbinde unterbleibt, die Begrenzung des Zentralfeldes ebenfalls durch einen Ausbreitungsvorgang bestimmt, wenn auch nicht durch Querbinden markiert.*

Bemerkenswert ist an der Abb. 24 ferner, daß zugleich der Ring stark verkleinert ist. Viele weitere derartige Fälle sind in meinen Operationen aufgetreten. Sie sind nur damit zu deuten, daß auch der Ring durch einen Ausbreitungsvorgang determiniert wird, welcher gleichzeitig mit dem der Zentralfeld- bzw. Querbindendetermination abläuft und deshalb mit diesem identisch sein dürfte. Näheres hierüber muß auf eine spätere Gelegenheit zurückgestellt werden. Dadurch ergibt sich ein interessanter entwicklungsphysiologischer Zusammenhang



zwischen Querbindensystem, speziell dem Zentralkern, und Ocellarsystem. Nachdem HÜGEL (1933) bei *Ephesia* eine genetische Korrelation zwischen weißen Querbinden und weißem Mittelfleck (Diskoidalqueraderzeichnung) gefunden hatte, hat HENKE (1936) bei Saturniden festgestellt, daß die dunkle Außenzone des Diskoidaladerocellus sowohl vergleichend morphologisch (gleichartige Färbung) als auch entwicklungsphysiologisch (parallele Abänderungen in Modifikationsversuchen) starke Beziehungen zu den Querbinden des Zentralkernes zeigt. Da sich nun hier für die Außenzone des Ocellus, den Ring, etwas Entsprechendes ergibt, bestehen möglicherweise Plastologiebeziehungen zwischen dem Ocellarsystem von *Plodia* und Saturnidenocellen.

Bei den meisten Stämmen (sofern der Ring schwach oder von mittlerer Stärke ist) überschreitet der Ring die Querbinden *P* und *D* nicht. Nach der gemeinsamen Abhängigkeit des Ringes und des Zentralkernes vom Ausbreitungsvorgang möchte man dies fordern. Die auf stärkste Pigmentierung selektierten Stämme (Stamm 7 und 9), welche auch einen starken Ring besitzen, verraten aber, daß die distale Grenze des Zentralfeldes (*D*) von der gefälleartigen Ringdetermination überschritten wird. Bei Tieren mit sehr starkem Ring reicht dessen Rand gelegentlich ins Außenfeld hinein. Damit zeigt sich ein beachtenswerter Unterschied im Charakter der proximalen und distalen Grenze des Zentralfeldes. Proximal tritt nie eine Überschreitung durch den Ring ein, obgleich die Pigmentmaxima des Ringes auf den Adern *r* und *cu*<sub>1</sub> direkt an die Grenze heranreichen. Ob hier der Ausbreitungsvorgang gestoppt oder seine Wirksamkeit im weißen Felde durch eine feldbegrenzte Wirkung unterbunden wird, ist nicht zu entscheiden. Die Verhältnisse an der distalen Grenze besagen aber, daß dort wenigstens irgendeine Komponente des Ausbreitungsvorganges über die Querbinde *D* hinausläuft und die gefälleartige Ringdetermination noch im Außenfelde vollzieht. Sichtbar wird das aber nur bei hinreichend hohem Pigmentierungsniveau. So zeigen Farb- und Diskoidalssystem den gleichen Unterschied bezüglich ihrer Reaktionen auf die Entwicklungsbedingungen im Grenzbereich des Zentralfeldes: Die Binde *P* kennzeichnet in der Normogenese eine Grenze, welche nicht erreicht zu werden braucht, aber nicht überschritten werden kann. Die *D* bezeichnet keine Schranke für irgendeines dieser beiden Systeme. Auch das Marginalsystem zeigt entsprechende Reaktionen, indem das Marginalfeld am Vorderrande parallel dem roten Felde von der *P* an proximalwärts auf einen schmalen Saum am Vorderrande zurückweicht, während sich an der Überschneidung mit der *D* keine Änderung im Verlauf seiner Feldgrenze zeigt.

### Zusammenfassung.

Eine durch fast 100 Inzuchtgenerationen bewährte Methode der Labortoriuszucht von *Plodia interpunctella* wird beschrieben.

Die Analyse der Flügelzeichnung ergab, daß das Zeichnungsmuster durch die Überlagerung von 4 Gliederungssystemen zustande kommt, welche jedes für sich die ganze Flügelfläche in morphologisch verschiedenwertige Felder aufteilen. Im Querbindensystem, Ocellarsystem und Farbsystem sind die Felder durch die lokalisierte Bildung bestimmter Schuppenpigmente gegeneinander abgesetzt, im Querbindensystem außerdem durch morphologische Verschiedenheiten der Schuppen. Im Marginalsystem ist das periphere Feld als ein Umfärbungsfeld von

dem zentralen Felde verschieden. Die Felder können scharf oder durch gefälleartige Übergangszonen abgegrenzt sein. Mindestens das Querbindensystem stellt entwicklungsphysiologisch keine Einheit dar. Es ist, wie auch bei anderen Objekten, aus entwicklungsphysiologisch verschiedenwertigen Teilen aufgebaut. Zentralkern und Umfeldränder sind solche Teilsysteme.

Die Determination des Farbwertes der Schuppen bestimmter Areale erfolgt nicht in einem Schritt. Soweit sich die Determination des Musters auf Farbverschiedenheiten der Schuppen erstreckt, vollzieht sie sich als eine Festlegung relativer Verschiedenheiten der Zeichnungselemente. Der Grad der Ausfärbung, der in manchen Arealen von nahezu weiß durch alle auf dem Flügel vertretenen Farbstufen bis zu schwarz variieren kann, hängt auch von der für sich determinierten Gesamtstärke der Ausfärbung des Flügels ab. Die durch Teilvorgänge der Musterdetermination bestimmte Reaktionsweise der Zellen in den Zeichnungselementen kann überwiegend alternativen Charakter (Untergrundschuppen/Bindenschuppen) oder den eines Gefälles haben. Obgleich die Querbinden nach dem alternativen Typ determiniert sind, kann in ihnen durch Überlagerung mit gefälleartigen Differenzierungen ein Gefälle der Ausfärbungsstärke auftreten. Die gleichlaufende Anordnung der Gefälleeigenschaften in verschiedenen Gliederungssystemen führte zu der Annahme eines seiner Natur nach unbekannten primären Gradientensystems.

Aus der Literatur bekannte Fälle „gerichteter Variabilität“ bei Coccinelliden und *Drosophila* werden auf ein gleichartiges Zusammenspiel von Gradientenmustern im Epithel mit gewissen Realisatoren des Phänes (bei Farbmerkmalen z. B. Chromogen- oder Fermentangebot) bezogen. Gegenüber *Plodia* finden sich bei diesen Objekten genetisch bedingte Variationen des Gradientenmusters.

Rotes und schwarzes Pigment zeigen enge Entwicklungsbeziehungen.

Die in der Normogenese auf einem bestimmten Grenzmusterort mit der Proximalbinde zusammenfallenden Feldgrenzen von Zentralfeld und rotem und weißem Felde sind von Ausbreitungsvorgängen abhängig. Beim Wildflügel durch Querbinden bezeichnete Feldgrenzen können bei genetischem Ausfall der Binden auch unabhängig von diesen im Zusammenhang mit dem Ablaufen eines Ausbreitungsvorganges determiniert werden. Das rote Feld wird ungefähr gleichzeitig mit dem Zentralfelde determiniert. Auch die Abgrenzung des Marginalfeldes zeigt Beziehungen zur Proximalbinde. Die schwarze Zone des Ocellarsystems wird ebenfalls nur proximal, nicht distal, durch die Feldgrenze des Zentralfeldes begrenzt. Die Grenzmusterorte, auf denen die Binden *P* und *D* lokalisiert sind, unterscheiden sich in ihren Beziehungen zu den anderen Systemen so stark, daß man ihre Eigenschaften nicht nur auf den Ausbreitungsvorgang beziehen kann, der hier die Binden determiniert, sondern mit der Möglichkeit einer vorgebildeten Verschiedenheit dieser Orte rechnen muß.

Unter den gefundenen Mutationen befinden sich sowohl systemspezifische (überwiegend die Glieder eines bestimmten Systems beeinflussende), als auch solche, die auf dem ganzen Flügel oder in bestimmten Arealen alle Systeme abändern.

Folgende Mutationen der Färbung und Zeichnung wurden beschrieben:

*g*: Gelbe statt rote Schuppen am ganzen Körper.

*R*: Unterdrückung der Differenzierung von Bindenschuppen und der an diesen Schuppentypus gebundenen Querbindenzeichnung. Zurückdrängung des Marginalfeldes auf einen schmalen Saum.

*he<sub>8</sub>*: Verminderung der Bildung roten und schwarzen Pigmentes in deutlicher Beziehung zum Gradientensystem (Senkung des Pigmentierungsniveaus).

*he<sub>x</sub>*: Ähnliche Wirkung wie *he<sub>8</sub>*, jedoch quantitativ geringer und insbesondere den Anteil voll schwarz ausgefärbter Schuppen in den Zeichnungselementen herabdrückend. Geschlechtsgeköpelt.

*he<sub>12</sub>*: Allgemeine Verminderung der Bildung schwarzen Pigmentes, besonders auffallend die Entpigmentierung der Randlinie. Abschwächung der Pigmentierung auch am Körper.

Weitere Gene, welche in vielen Kreuzungen als Modifikatoren die Wirkung der *he*-Allele oder die Stärke von Zeichnungselementen beeinflussen, sind nicht besonders benannt worden. Sie wirken zum Teil durch Variieren des Pigmentierungsniveaus.

Die voll rezessiven Gene *he<sub>8</sub>* und *he<sub>12</sub>* manifestieren sich in doppelt heterozygoten Individuen. Jedoch bleibt der Effekt quantitativ hinter der Wirkung nur eines dieser Faktoren in homozygotem Zustande zurück.

In mehreren Kreuzungen zeigt sich eine bis in die zweite Generation wirkende mütterliche Vererbung der Pigmentierungsintensität.

### Literatur.

- CASPARI, E.: The influence of low temperature on the pupation of *Ephestia kühniella* Zeller. J. of exper. Zool. **86**, 322 (1941). — GOLDSCHMIDT, R.: Die entwicklungsphysiologische Erklärung des Falles der sogenannten Treppenallelomorphe des Gens *scute* von *Drosophila*. Biol. Zbl. **51**, 507 (1931). — HENKE, K.: Untersuchungen an *Philosamia cynthia* Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel. Roux' Arch. **128**, 15 (1933). — Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügels der Saturniden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage. Nova Acta Leopoldina, Halle, N. F. **4**, 1 (1936). — Vergleichende und experimentelle Untersuchungen an *Lymantria* zur Musterbildung auf dem Schmetterlingsflügel. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1943**, 1. — Einfache Grundvorgänge der tierischen Entwicklung. II. Über die Entstehung von Differenzierungsmustern. Naturwiss. **35**, 176 (1948). — HENKE, K., u. G. KRUSE: Über Feldgliederungsmuster bei Geometriden und Noctuiden und den Musterbauplan der Schmetterlinge im allgemeinen. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1941**, 138. — HÜGEL, E.: Über das genetische Verhalten der weißen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Roux' Arch. **130**, 201 (1933). — KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, 2. Aufl. Dresden u. Leipzig: Theodor Steinkopff 1943. — KÜHN, A.: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Vererbungslehre **67**, 197 (1934). — Über die Mutation *he* (gehemmte Ausfärbung) bei *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Vererbungslehre **77**, 337 (1939). — Zwei Pigmentierungsmutationen (schwarze Raupe und schwarze Intercoastalfelder der Puppe) bei *Ptychopoda seriata* Schr. Biol. Zbl. **61**, 225 (1941). — KÜHN, A., u. M. v. ENGELHARDT: Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kühniella* Zeller. Roux' Arch. **130**, 660 (1933). — Über die Determination des Flügelmusters bei *Abraxas grossulariata* L. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Nachr. Biol. **2**, 171 (1936). — KÜHN, A., u. K. HENKE: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller, XIII. u. XIV. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F. **15**, 225 (1936). — LEHMENSICK, R., u. R. LIEBERS: Beiträge zur Biologie der Mikrolepidopteren. (Untersuchungen an *Plodia interpunctella* Hb.) Z. angew. Entomol. **24**, 522 (1938). — LEMCHE, H.: Studien über die Flügelzeichnung der Insekten. I. *Hepialina*, *Micropterygina*, *Tineoidea*, *Castnoidea* und *Zygaenina*.



Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **63**, 183 (1937). — The longitudinal design in the wing-pattern of *Lepidoptera*, especially in the fore-wing of *Ephestia kühniella* Z. (*Lepidoptera*, *Pyralidae*). Ent. Medd. **24**, 305 (1945). — PIEPHO, H.: Wachstum und totale Metamorphose von Haut-implantaten bei der Wachsmotte *Galleria mellonella*. Biol. Zbl. **58**, 356 (1938). — ROSIN, S.: Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante *Pearl* von *Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. **59**, 261 (1952). — SCHWARTZ, V.: Eine neue Mutation des Zeichnungsmusters bei *Ephestia kühniella*. Biol. Zbl. **64**, 316 (1944). — TENENBAUM, E.: Variabilität der Fleckengröße innerhalb der Palästinarasse von *Epilachna chrysomelina*. Naturwiss. **19**, 490 (1931). — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W.: Gerichtetes Variieren in der phänotypischen Manifestierung einiger Genovariationen von *Drosophila funebris*. Naturwiss. **19**, 493 (1931). — WAGNER, H.: Samen- und Eireifung der Mehlmotte *Ephestia kühniella* ZELLER. Z. Zellforschg. **12**, 749 (1931). — ZARAPKIN, S. R.: Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. I. Allgemeine Einleitung und Analyse der ersten Pigmentierungsetappe bei *Coccinella 10-punctata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17**, 719 (1930 a). — Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. II. Entwicklung der komplizierten Zeichnungsformen bei *Propylea 14-punctata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18**, 726 (1930 b). — Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. IV. Variation der Fleckengröße bei einigen *Epilachna*-Populationen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **27**, 476 (1933). — Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina* F. Z. Vererbungslehre **73**, 282 (1937).

Dr. VIKTOR SCHWARTZ, Max Planck-Institut für Biologie,  
Abteilung Kühn, Tübingen.

---

Aus dem Institut für Entwicklungsphysiologie an der Universität Köln.

## UNTERSUCHUNGEN ÜBER GONENKONKURRENZ UND CROSSING-OVER BEI SPALTENDEN *OENOTHERA*-BASTARDEN\*.

Von

CORNELIA HARTE.

(Eingegangen am 10. Dezember 1952.)

### A. Einleitung.

In den Untersuchungen an *Oenothera* fand sich wiederholt die Erscheinung der Gonenkonkurrenz. Für die Pollenschläuche wurde festgestellt, daß ihre Wachstumsgeschwindigkeit von den im Pollenkern enthaltenen Allelen beeinflußt wird (EMERSON 1931, LANGENDORFF 1930), wobei zum Teil komplizierte Korrelationen zwischen den verschiedenen Faktoren und Komplexen vorliegen (HIORTH 1926). Für den Embryosack wurde das Vorliegen einer Gonenkonkurrenz von RENNER nachgewiesen (RENNER 1921, 1940). Hierbei konnte zunächst nur die Abhängigkeit von ganzen Komplexen bestimmt werden. Erst später gelang es, auch hier den Einfluß einzelner Gene nachzuweisen (HARTE 1948). In dieser Arbeit wurde weiteres Material über die Konkurrenzverhältnisse beim Pollenschlauchwachstum und im Embryosack beigebracht. In Fortführung dieser Untersuchungen wurden neue Ergebnisse erhalten, die im folgenden dargestellt werden sollen. Da sie direkt an die früheren Kreuzungen anschließen, wurden diese nicht in jedem einzelnen Fall zitiert. Alle Hinweise auf frühere Befunde beziehen sich auf die genannte Arbeit, in der auch die Einzelheiten über die verwendeten Komplexe und Faktoren enthalten sind.

### B. Material und Methode.

Von den für die Untersuchung verwendeten *Oenothera*-Bastarden wurden Folgegenerationen durch Selbstung und Rückkreuzung mit den Elternformen gewonnen. Das Ausgangsmaterial stammt aus den Kulturen des Botanischen Instituts Freiburg. Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS möchte ich an dieser Stelle für die freundliche Überlassung von Pflanzen für die Kreuzungen danken. Die Aufzucht erfolgte in der für *Oenothera* üblichen Weise auf dem Versuchsgelände des genannten Instituts in den Jahren 1942—1951. Die Auszählung der Merkmale wurde an den in voller Blüte befindlichen Pflanzen vorgenommen. Zur Untersuchung der Konfiguration in der Meiosis der PMZ wurden die jungen Antheren in Alkohol-Eisessig 3:1 fixiert, mit Eisenkarmin gefärbt und als Quetschpräparate verarbeitet. Optik: Binokulares Stativ von Seibert, Okulare Zeiß Periskop 10×, Ölimmersion 100×, Leitz.

### C. Beschreibung der Kreuzungsergebnisse.

- I. 1944/64 *Oe. (franciscana sulfurea dwarf* × *Lamarckiana brevistylis* RENNER)  
<sup>h</sup>*franciscana velans*, Pflanze 1, selbst. F<sub>2</sub>, Aufzucht 1949.  
1944/65 gleiche Kreuzung, Pflanze 2, Aufzucht 1947.

\* Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 70. Geburtstag.

Beide Aufzuchten unterscheiden sich in der Zahl der keimfähigen Samen und der Anzahl der Pflanzen, die während der Anzucht ausgefallen sind.

Nr.	Auf- zucht- jahr	Samen	ge- keimt	tot	taub	pikiert	ausge- wertet
1944/64	1949	300	158	25	117	155	119
1944/65	1947	404	330		74	330	196

Der Anteil der tauben Samen wird bereits an der Mutterpflanze festgelegt, so daß hierfür Unterschiede zwischen den einzelnen  $F_1$ -Pflanzen verantwortlich sein können. Bei den Ausfällen während der Entwicklung kann eine unterschiedliche Wirkung von Umweltfaktoren bei der Aufzucht in verschiedenen Jahren nicht ausgeschlossen werden, so daß aus ihrer Häufigkeit keine weiteren Folgerungen gezogen werden können.

In beiden Nachkommenschaften tritt eine Spaltung im wesentlichen für die gleichen Merkmale auf. Sie betrifft die Knospen (dunkelrot — blaßrot), Knospenspitzen (mittellang — sehr kurz), Blätter (stumpf — spitz, oval — lang eiförmig), Hypanthium (grün — rot gesprenkelt), Wuchshöhe (normal — *dwarf*). Alle Stengel sind getupft, die Blüten sind einheitlich groß. Im Gegensatz zur deutlichen Spaltung der Knospenfarbe in der Aufzucht 1944/65 sind bei 1944/64 alle Knospen einheitlich hellrot. In der gleichen Zucht traten vereinzelt sichelblättrige Pflanzen auf. Zahlenmäßig ausgewertet wurde die Spaltung nur für die Merkmalspaare gelbe — *sulfurea* Blütenfarbe und normalgrifflig — *brevistylis*. Diese Spaltungen sind für beide Fälle homogen (Tabelle 1). Für normal: *brevistylis* zeigt sich das erwartete 3:1-Verhältnis. Die *sulfurea*-Pflanzen treten in so geringer Anzahl auf, daß die Abweichung von der Erwartung mit  $P < 0,001$  gesichert ist. Unter den gelbblütigen Pflanzen entspricht das Verhältnis normal: *brevistylis* ebenfalls einer unifaktoriellen Spaltung, so daß sich für eine Koppelung zwischen beiden Loci keine Anhaltspunkte ergeben. Die *dwarf*-Pflanzen traten zunächst in der erwarteten Häufigkeit auf, waren aber bis zum Auszählen alle eingegangen und blieben dadurch unberücksichtigt.

Tabelle 1. Spaltung für Blütenfarbe und Griffellänge in der  $F_2$  von  $^hfranciscana\ s + br/velans + s\ br$

Nr.	Jahr	Blüte gelb		Blüte <i>sulfurea</i>		Summe	<i>P</i> für normal: <i>brevist.</i> = 3:1
		Griffel		Griffel			
		normal	<i>brevist.</i>	normal	<i>brevist.</i>		
1944/64	1949	88	26	5	0	119	0,5—0,3
1944/65	1947	138	37	18	3	196	0,2—0,1
Summe		226	63	23	3	315	0,10

II. 1947/119 *Oe. (franciscana sulfurea dwarf × strigosa) ^hfranciscana.strings*, selbst.  $F_2$ , Aufzucht 1948.

Die Konfiguration der  $F_1$ -Pflanzen der Aufzucht 1947 wurde an Metaphasen der Meiosis in PMZ bestimmt als 4 4 4 2. Die  $F_2$  zeigte einen hohen Prozentsatz an tauben Samen, der auf die Rekombination eines Letalfaktors aus *strings* zurückzuführen ist.

Samen	gekeimt	tot	taub	pikiert	ausgewertet
500	301	89	110=22%	301	201



Die Ausfälle während der Anzucht sind zum großen Teil auf das Eingehen der Homozygoten  $kr/kr$  aus *stringens* und der Zwergpflanzen  $d/d$  aus  $^h$ *franciscana* zurückzuführen. Unter den Normalwüchsigen tritt eine sehr reiche Spaltung nach den Merkmalen auf, die aus anderen *franciscana*- und *stringens*-Kreuzungen bekannt sind: Blätter (breit — schmal, *franciscana*-Form), Knospen (grün — rotgestreift — Mittelformen), Kapseln (grün — rotgestreift), Hypanthium (grün — blaßrot), Stengelspitze (grün — rot überlaufen), Farbe (gelblich-grün, zusammen mit *sulfurea* — graugrün), Behaarung (mit Drüsen — drüsenlos). Ein neues Merkmal wurde beobachtet, nämlich eine Veränderung der Narbe. Die meisten Pflanzen zeigten in allen Blüten die normale Ausbildung des Griffels mit 4 Narbenästen. Der kleinere Teil der Pflanzen besaß in allen Blüten einheitlich eine Vermehrung auf 5—10 Narbenäste. Die Konstanz im Auftreten der Abweichung trotz der variablen Manifestation zeigt, daß es sich nicht um eine zufällige Anomalie einzelner Blüten, sondern um eine erbliche Abweichung handelt, bei der das rezessive Allel eine Vermehrung der Narbenäste bedingt. Der Grad dieser Vermehrung kann zwischen den Blüten einer Pflanze ziemlich stark schwanken.

Eine genaue Auszählung erfolgte nur für die Merkmale fertil:pollensteril ( $+^{fr}/fr$  und gelbe: *sulfurea* Blüten ( $-^s/s$ ). Die gelbblütigen Pflanzen hatten meist große und mittelgroße Blüten, während unter den *sulfurea*-Pflanzen nur eine mit großen und 3 mit mittelgroßen Blüten auftraten, und die übrigen sehr kleinblütig waren. Für beide genannten Merkmale wird eine Spaltung 3:1 erwartet, aber für die Blütenfarbe zeigt sich ein großer Überschuß an  $s/s$ -Homozygoten, während die pollensterilen  $fr/fr$ -Pflanzen in zu geringer Häufigkeit auftreten. In bezug auf die Spaltung und Rekombination beider Merkmale zeigt sich danach hier die

	Blüte gelb		Blüte <i>sulfurea</i>		Summe
	Pollen		Pollen		
	fertil	steril	fertil	steril	
Anzahl	123	7	70	1	201

gleiche Erscheinung wie in der früher bearbeiteten Kreuzung *Oe. Hookeri sulfurea*  $\times$  *strigosa*.

III. 1943/358 pollensterile Pflanze  $fr/fr$  (*franciscana* DE VRIES  $\times$  *strigosa*)  $^h$ *franciscana*  $+^{fr}$  · *stringens*  $fr$ , normal bestäubt.

1943/359. Gleiche Kreuzung, spärlich bestäubt.

In der zur Kontrolle hergestellten Rückkreuzung mit  $^h$ *franciscana* · *stringens* traten unter 78 Pflanzen keine Pollensterilen auf, obwohl bei der spärlichen Bestäubung ihr Auftreten durch Verminderung der Pollenschlauchkonkurrenz begünstigt sein sollte. Die kleinen Kapseln mit verhältnismäßig wenig Samen aus 1943/359 gegenüber großen Kapseln mit vielen Samen aus 1943/358 beweisen, daß die Bestäubung tatsächlich „spärlich“ war, so daß alle Pollenschläuche, die rechtzeitig den Fruchtknoten erreichten, auch zur Befruchtung gelangen konnten.

IV. 1942/206 *Oe. (Lamarckiana* DE VRIES  $\times$  *suaveolens sulfurea*) *velans* · *flavens*  $\times$  *suaveolens sulfurea*.

1942/213 *Oe. (suaveolens sulfurea*  $\times$  *Lamarckiana* DE VRIES) *flavens* · *velans*  $\times$  *suaveolens sulfurea*.

Im Rahmen dieser Untersuchungen erschien es wichtig, auch reziproke Kreuzungen zu untersuchen, um Unterschiede, die sich etwa durch Plasma- oder Plastidenwirkung ergeben könnten, zu erfassen. Es wurde die Kombination *velans* · *flavens* gewählt, da diese Kreuzung in beiden Richtungen herstellbar ist

und lebensfähige Bastarde ergibt. Von der früher beschriebenen Kreuzung von *Oe. suaveolens sulfurea* mit *Oe. Lamarckiana* RENNER stand nur die Rückkreuzung des einen der beiden Bastarde zur Verfügung (HARTE 1948). Beide Bastarde waren dagegen mit *Oe. Lamarckiana* DE VRIES vorhanden. Diese beiden Rassen der *Oe. Lamarckiana* unterscheiden sich geringfügig.

Die beiden reziproken Bastarde *Oe. (suaveolens sulfurea × Lamarckiana DE VRIES) velans · flavens* und *Oe. (Lamarckiana DE VRIES × suaveolens sulfurea) flavens · velans* sind vollkommen gleich. Sie wurden mit *Oe. suaveolens sulfurea* (= *flavens*) rückgekreuzt. Die  $F_1R$  liegt also einmal im Plasma von *Oe. Lamarckiana* DE VRIES, das andere Mal im Plasma von *Oe. suaveolens sulfurea* vor.

Es ist zu bemerken, daß der Ausdruck „Plasma“ hier stets gebraucht wird in Abkürzung von „Plasma + Plastiden“. Die Plastiden spielen nach den bisherigen Feststellungen, insbesondere von RENNER, eine besondere Rolle bei der nicht-genomatischen Vererbung der *Oenotheren*. Wenn daher im folgenden von „Plasma“ gesprochen wird, so ist dies immer im angegebenen Sinn zu verstehen und bedeutet keine Festlegung auf ein „Plasmon“ oder eine Ausschließung der Plastidenwirkung.

Die beiden Aufzuchten ergaben untereinander und mit der Kreuzung *Oe. (Lamarckiana RENNER × suaveolens sulfurea) velans · flavens × flavens* in einigen Punkten eine Übereinstimmung, in anderen waren dagegen deutliche Unterschiede festzustellen. Die Fixierungen wurden zu einer Zeit gemacht, als die Pflanzen nicht mehr genügend Knospen im Gipfel hatten, um mit Sicherheit zur Untersuchung geeignete Stadien zu erhalten. Die Konfigurationsbestimmung war daher nur für eine begrenzte Anzahl der Pflanzen möglich. Die Ausfälle verteilen sich aber gleichmäßig über alle Phänotypen. Die untersuchten Pflanzen stellen also trotzdem eine gute Stichprobe der gesamten Aufzucht dar.

Die Samenkeimung war sehr einheitlich, von je 200 Samen keimten bei *flavens · velans*  $F_1R$  47,5%, bei *velans · flavens*  $F_1R$  45,5%. Der Rest war bis auf sehr wenige Samen taub. In beiden Fällen kommt also der *flavens*-Anteil des Viererringes 5-6-7-8 mit *let<sub>flav</sub>* in ungefähr 50% der Eizellen vor und ergibt in der Rückkreuzung taube Samen.

Nr.	Samen	ge- keimt	tot	taub	pikiert
1942/206	200	95	3	102	95
1942/213	200	91		109	91

Übereinstimmung findet sich weiter in den spaltenden Merkmalen, aber es treten bedeutende Unterschiede auf in den Spaltungszahlen und in der Rekombination der Viererringe. Die spaltenden Merkmale sind Blütenfarbe (gelb — *sulfurea*), Stengel (getupft — ungetupft), Kapsel (jung rot gestreift, später verblassend — grün), Knospenstreifung (rot — grün). An Wuchsmerkmalen traten auf: Pflanzen mit normalem Hauptsproß — verkümmerter Sproß, hochwüchsig — Zwerg.

Auffallenderweise kamen auch hier viele sichelblättrige Pflanzen vor, die in einer Rückkreuzung mit *flavens* nicht erwartet werden, aber auch in der entsprechenden Kombination mit *Oe. Lamarckiana* RENNER vorhanden waren. Ihr Auftreten wurde dort durch Dominanzwechsel erklärt. Die gleiche Erscheinung muß auch hier angenommen werden. Es lassen sich 3 Ausbildungen unterscheiden: Pflanzen mit ganz normaler Blattbildung, andere mit vereinzelt sichelblättrigen, die oft an den Seitenzweigen gehäuft stehen, und solche mit sehr starken Mißbildungen an fast allen Blättern. Auch diese Pflanzen sind ziemlich kräftig und zeigen eine niedrige, buschige Wuchsform. Sie sind nicht so schwächlich wie die Extremformen aus der  $F_2$  und entsprechen mehr den dort beobachteten mittelstark gestörten Pflanzen. Die Spaltung des Zwergfaktors kann nicht weiter verwertet werden, weil durch den Ausfall der Sichelblättrigen und Verkümmerten die Anzahl der für die Beobachtung verbleibenden normalwüchsigen Pflanzen zu gering ist.

Die Unterschiede zwischen beiden Kreuzungen werden deutlich, wenn man die Ergebnisse in Tabellenform nebeneinanderstellt (Tabelle 2). Die Homogenität der Werte wurde mit dem  $\chi^2$ -Test geprüft. Die gefundenen  $P$ -Werte sind in der letzten Spalte eingetragen. Unzweifelhafte Übereinstimmung besteht für die Spaltung der Letalfaktoren, weiter für die Sichelblättrigkeit und die Verkümmernng des Hauptsprosses.  $P$ -Werte, die an der Grenze der Sicherung liegen und den Schluß erlauben, daß eine Inhomogenität der Versuche vorliegt und die reziproken Bastarde verschiedene Spaltungsverhältnisse ergeben, finden sich für Stengeltupfung  $\perp$  Blütenfarbe, die als Einheit behandelt werden können, da zwischen ihnen kein Austausch beobachtet wurde, und für die Kapselstreifung der getupften Pflanzen. In *suaveolens*-Plasma ergibt sich für die Blütenfarbe gelb:*sulfurea* eine 1:1-Spaltung, wie sie bei einer Rückkreuzung erwartet wird, während im *Lamarckiana*-Plasma eine deutliche Abweichung von dieser Erwartung gefunden wurde ( $P < 0,01$ ). Hier wird  $s$  in der Samenanlage durch  $+$ <sup>s</sup>. Gonen weitgehend verdrängt, die *Lamarckiana*-Allele werden im eigenen Plasma bei der Bildung des Embryosacks bevorzugt. Die Spaltung nach der Knospensfarbe, d. h. der Allele  $str_r$   $\perp$   $+$ <sup>str</sup> ist in beiden Fällen die gleiche. Die meisten der getupften Pflanzen haben rote Knospen ( $str_r$ ), crossing-over-Individuen besitzen grüne Knospen ( $+$ <sup>str</sup>) zusammen mit Stengeltupfung. Dies beweist, daß die Häufigkeit des crossing-over zwischen  $P$  und  $str$  nicht vom Plasma abhängt. Außerdem folgt hieraus, daß die Gonenkonkurrenz nicht vom  $str$ -Locus beeinflußt wird. Wenn dies wohl der Fall wäre, müßten neben den  $s$ -Homozygoten auch die  $\perp$ <sup>str</sup>-Homozygoten ausfallen. Diese Annahme wird aber durch die gefundene Spaltung widerlegt.  $\perp$ <sup>str</sup> wird also durch ein crossing-over gegenüber  $s$  zugleich von dem Faktor getrennt, der auf die Gonenkonkurrenz einwirkt.

Im *Lamarckiana*-Plasma finden sich weniger Pflanzen mit roten Kapselstreifen als im *suaveolens*-Plasma. Dies ist zunächst unerklärlich, da *velans*, dessen Allele bevorzugt sein sollten, „rot“ enthält. Der  $P$ -Wert ist aber mit 0,05—0,02 an der Grenze der Sicherung, so daß noch eine zufällige Abweichung vorliegen kann, um so mehr, als die Kapselstreifung nur an sehr wenigen Pflanzen ausgezählt werden konnte. In beiden Rückkreuzungen mit *Oe. Lamarckiana* DE VRIES fehlen die Austauschpflanzen zwischen den Loci  $P$  und  $s$  vollständig. Nach dem Befund der Kombination mit *Oe. Lamarckiana* RENNER sollte hier unter 29 bzw. 79 Pflanzen mehrmals ein Austausch zwischen  $P$  und  $s$  beobachtet werden. Ihr Fehlen bedeutet, daß die Bastarde mit den beiden Rassen von *Oe. Lamarckiana* sich in diesem Punkt unterscheiden. Da aber die  $F_1$ -Ausgangspflanzen als Freilandmaterial nicht unter genau identischen Bedingungen gezogen wurden, kann die Differenz nicht ohne weiteres auf eine Verschiedenheit der Komplexe zurückgeführt werden. Für die Konfiguration ergibt sich, daß im *Lamarckiana*-Plasma die Pflanzen mit 2 Viererringen überwiegen, während im *suaveolens*-Plasma Pflanzen mit einem und zwei Viererringen gleich häufig sind. Die Abweichung von 1:1 ist mit  $P < 0,01$  gesichert, trotz der geringen Individuenzahl. Dies stimmt mit dem Befund an  $s$  überein, da die Loci  $s +^P / +^s P$  im Viererring gelegen sind. Es ist also der *velans*-Anteil des Ringes 1-2-3-4 mit  $+$ <sup>s</sup> und  $P$  in den Embryosäcken bevorzugt. Im *suaveolens*-Plasma tritt eine normale Spaltung ein, während im Plasma von *Oe. Lamarckiana* DE VRIES die Formen, die der *suaveolens*-Kombination entsprechen, in zu geringer relativer Häufigkeit auftreten.



Tabelle 2. Vergleich der Einzelspaltungen der Kreuzungen.

1942/206 Oe. (*suaveolens sulfurea* × *Lamarckiana* DE VRIES) × *suaveolens sulfurea* und  
 1942/213 Oe. (*Lamarckiana* DE VRIES × *suaveolens sulfurea*) × *suaveolens sulfurea*.

Merkmal	Spaltung in F <sub>1</sub> R von		P <sub>hom</sub>
	<i>velans</i> · <i>flavens</i> <i>Lamarckiana</i> - Plasma	<i>flavens</i> · <i>velans</i> <i>suaveolens</i> - Plasma	
Samen			
keimhaltig . . . . .	98	91	} 0,5 —0,3
taub. . . . .	102	109	
Blatt			
normal. . . . .	16	49	} 0,7 —0,5
vereinzelt sichelförmig. . . . .	9	20	
fast alle sichelförmig . . . . .	4	10	
Hauptspieß			
normal. . . . .	11	26	} 0,98—0,95
verkümmert . . . . .	18	42	
Stengel + Blüte			
getupft-gelb . . . . .	24	47	} 0,05—0,02
ungetupft- <i>sulfurea</i> . . . . .	5	32	
Knospen			
dunkelrot . . . . .	1	5	} 47
hellrot . . . . .	18	37	
grün mit wenigen roten Flecken . . . . .	1	5	
grün (nur getupfte Pflanzen!) . . . . .	3 3	0 0	
Wuchs			
normal. . . . .	8	21	
Zwerg . . . . .	3	5	
Kapsel			
rot gestreift . . . . .	2	16	} 0,05—0,02
grün (nur getupfte Pflanzen). . . . .	18	30	
Konfiguration			
4 2 2 2 2 . . . . .	2	12	} 0,1 —0,05
4 4 2 2 2 . . . . .	14	10	

V. 1947/110 Oe. (*<sup>h</sup>Hookeri* · *velans sterilis* × *Lamarckiana* *vetaurea*) *velutina*,  
 Pflanze 1, selbst. Aufzucht 1948, 1951.

In der F<sub>1</sub> dieser Kreuzung treten sowohl *laeta* wie *velutina* auf. Die Konfiguration der letzteren wurde an mehreren Pflanzen als 4 2 2 2 2 bestimmt. Sie stellen also die Komplexkombination *<sup>h</sup>Hookeri* · *velans* dar. Von der F<sub>2</sub> wurden 2 Aufzuchten vorgenommen, wobei nur in derjenigen von 1951 die Anzahl der tauben Samen ausgezählt wurde. Mit 21,5% liegt diese in der erwarteten Größenordnung von 25%, so daß für den Letalfaktor aus *velans*, der die Entstehung der tauben Samen bewirkt, eine normale Spaltung angenommen werden kann. Die F<sub>2</sub>-Pflanzen zeigen Unterschiede für viele Merkmale, wie in den Nachkommenschaften anderer *<sup>h</sup>Hookeri* · *velans*-Kreuzungen.

Bei der ersten Aufzucht 1948 wurden 390 Pflanzen in der Reihenfolge der Keimung pikiert und gepflanzt. Während der Entwicklung traten ziemlich starke Ausfälle ein, so daß nur 293 Pflanzen für die Auszählung übrig blieben, bei der die Pflanzen je einer der durchnummerierten Pikierkisten zusammen erfaßt wurden (Gruppe I—IV). Aus der Aufzucht 1951 kamen hierzu noch weitere 70 Pflanzen. In beiden Aufzuchten wurden nur die Blütenfarbe gelb: altgold und Pollensterilität, die hier durch das Allel *sterilis* bedingt wird, zahlenmäßig erfaßt. Die Spaltungsverhältnisse sind völlig gleichartig, so daß die Auswertung zusammen erfolgen kann. Das Verhältnis normal: pollensteril *ster/ster* zeigt eine gute Übereinstimmung mit der Erwartung einer unifaktoriellen Spaltung. Für gelb: *vetaurea* ist der Überschuß an gelbblütigen Pflanzen so groß, daß eine zufällige Abweichung von der Erwartung mit  $P = 0,05$  bis 0,02 nur gerade noch möglich ist, bei sehr guter Homogenität zwischen den einzelnen Gruppen.

Gruppe	Blüte gelb		Blüte <i>vetaurea</i>		Summe
	Pollen		Pollen		
	fertil	<i>sterilis</i>	fertil	<i>sterilis</i>	
1948 I	55	17	11	1	84
II	40	14	10	4	68
III	43	13	13	5	74
IV	36	15	13	3	67
1951	40	14	9	7	70
Summe	214	73	56	20	363

$\chi^2$ -Zerlegung für die Spaltung gelb — *vetaurea*.

Variationsursache	$\chi^2$	n	P
Gesamt . . . . .	6,0827	5	
Spaltung . . . . .	3,1873		0,1—0,05
Homogenität . . . . .	2,8954	4	0,7—0,5

Der Überschuß an gelben Pflanzen unter den Frühkeimern der ersten Pikierkiste kann demnach noch zufällig sein. Die Rekombination zwischen den Faktoren *vet* und *ster* ist mit  $P = 0,5—0,3$  normal. Es besteht kein Hinweis auf eine Koppelung beider Loci.

VI. 1947/113 Oe. (*<sup>h</sup>Hookeri · velans ster/ster* × *Lamarckiana vetaurea*) *laeta*, selbst. F<sub>2</sub>, Aufzucht 1948.

Aus der F<sub>1</sub> der für *ster* und *vet* heterozygoten Kreuzung wurde auch eine *laeta* geselbstet. Die Fixierung dieser Pflanze enthielt keine zur Konfigurationsbestimmung geeigneten Zellen, so daß es offen bleibt, ob es sich um die Kombination *<sup>h</sup>Hookeri · gaudens* oder *velans · gaudens* gehandelt hat. Von 100 pikierten Pflanzen kamen 83 zur Blüte. Die Spaltung gelb : *vetaurea* ist mit  $P = 0,1—0,05$  noch als zufällige Abweichung vom Verhältnis 3:1 anzusehen. Dies entspricht der Erwartung, da bei beiden möglichen Kombinationen die Enden 1—2 mit dem Locus *vet* als Bivalent vorhanden sind. Die Spaltung des Faktors *ster* zeigt einen großen Überschuß an Pollensterilen, der mit  $P < 0,001$  gesichert ist.

	Blüte gelb		Blüte <i>vetaurea</i>		Summe
	Antheren		Antheren		
	fertil	<i>sterilis</i>	fertil	<i>sterilis</i>	
Anzahl	32	38	7	6	83

VII. 1948/53 Oe. (*<sup>h</sup>Hookeri · velans ster br/ster* +<sup>br</sup> × *Lamarckiana brevistylis* RENNER) *velutina ster* +<sup>br</sup>/+<sup>ster</sup>*br* selbst.

Es wurden die Nachkommenschaften von 2 Pflanzen aufgezogen, die völlige Übereinstimmung zeigten, so daß sie für die Auswertung zusammengefaßt werden können. Die Ausfälle waren gering. Von 105 pikierten Pflanzen wurden 95 ausgewertet. Sowohl für *br* wie für *ster* liegt eine normale 3:1-Spaltung vor ( $P = 0,2—0,1$  bzw.  $0,5—0,3$ ). Die Rekombination zwischen beiden Merkmalen kann mit  $P = 0,05—0,02$  noch als zufällig angesehen werden. In einer früher durchgeführten Kreuzung, in der der Koppelungsfall vorlag, ergab sich ein Hinweis auf das Vorhandensein einer Koppelung zwischen beiden Loci *br* und *ster* mit dem ziemlich hohen crossing-over von 34,5%. Das vorliegende Material, in dem der Abstoßungsfall gegeben ist, ist für den Nachweis einer so lockeren Koppelung nicht umfangreich genug.

	Griffel normal		Griffel <i>brevistylis</i>		Summe
	Antheren		Antheren		
	fertil	<i>sterilis</i>	fertil	<i>sterilis</i>	
Anzahl	66	11	9	9	95

Die im folgenden dargestellten Kreuzungen mit dem Komplex *stringens* wurden durchgeführt, um weitere Aufschlüsse über den Pollensterilitätsfaktor *fr* zu erhalten.

VIII. 1943/271 *Oe. (Lamarckiana × strigosa) velans · stringens × strigosa*.

1943/272 *Oe. pollensteril fr fr × (Lamarckiana × strigosa) velans · stringens*, normal bestäubt.

1943/273 *Oe. pollensteril fr fr × (Lamarckiana × strigosa) velans · stringens*, spärlich bestäubt.

Die erste Gruppe umfaßt die Kombination *velans · stringens*. Die Rückkreuzung mit *Oe. strigosa* gibt Aufschluß über die Konstitution der Eizellen und zeigte eine deutliche Abweichung von der Erwartung 1:1 für die Spaltung nach fertil:pollensteril mit Überwiegen der ersteren, so daß der Schluß gerechtfertigt ist, daß die Allele *fr* und  $+^{fr}$  nicht in gleicher Häufigkeit in den Eizellen des Bastards vorkommen. Die andere Rückkreuzung mit dem Pollen der  $F_1$  auf Homozygote *fr/fr* ergibt bei normaler, dichter Bestäubung ebenfalls einen Überschuß an fertilen Pflanzen, der gut gesichert ist. Die Nachkommen aus der spärlichen Bestäubung sind so gering an Zahl, daß für den vermuteten Anstieg in der Häufigkeit der Pollensterilen keine Anhaltspunkte gegeben sind.

	Antheren		Summe	P für 1:1
	fertil	steril		
1943/271	43	8	51	<0,001
1943/272	106	31	137	<0,001
1943/273	5	3	8	—

IX. 1943/342 *Oe. pollensteril fr fr × (grandiflora × strigosa) acuens · strigens*, normal bestäubt.

1943/343 gleiche Kreuzung, spärlich bestäubt.

In der Rückkreuzung mit *acuens · stringens* ist die Spaltung nach fertil:steril unabhängig von der Bestäubungsdichte, wie der Wert  $P = 0,7-0,5$  für die Homogenität beweist. Da aber zwischen den Kapseln beider Kreuzungen kein Größenunterschied bestand, ist es möglich, daß die Differenz der Pollenmenge zwischen dichter und spärlicher Bestäubung nicht genügend groß war. Bei spärlicher Bestäubung sind in den anderen Fällen die Früchte deutlich kleiner und enthalten

	Antheren		Summe	$\chi^2$ -Zerlegung		
	fertil	steril <i>fr/fr</i>		Variationsursache	$\chi^2$	$n$
1943/342	115	92	207	Gesamt . . . .	3,163	2
1943/343	87	77	164	Spaltung . . . .	2,92	1
Summe	202	169	371	Homogenität . .	0,243	1
						$P$
						0,1—0,05
						0,7—0,5

weniger Samen, als wenn reichlich Pollen auf die Narbe gebracht wurde. Die Abweichung der Gesamtspaltung fertil:steril von der Erwartung 1:1 ist mit  $P = 0,1-0,05$  nicht gesichert, jedoch deutet das Defizit an *fr-fr*-Homozygoten in beiden Kreuzungen darauf hin, daß doch eine, wenn auch geringe, Abweichung von der Normalspaltung gegeben ist.



X. 1943/293 *Oe. (muricata × strigosa) rigens · stringens × strigosa*.

Die Pflanzen dieser Aufzucht sind sehr einheitlich, mittelgroß, kleinblütig, getupfter Stengel; Knospen, Kapsel und Hypanthium grün, Blätter schmal und schwach, aber deutlich gezähnt, Gipfel flach.

Es tritt die erwartete Spaltung nach fertilen und pollensterilen Pflanzen auf. Die Fertilen haben grüne Stengelspitzen, bei den Sterilen sind diese weit herab rot überlaufen. Unter 322 Samen waren fast keine taub, aber nur 98 keimfähig. Unter den 63 auszählbaren Pflanzen waren 24 fertil und 39 steril. Dies Verhältnis ist mit  $P = 0.1—0.05$  nicht gesichert von 1:1 abweichend. Die Konfigurationsbestimmung der  $F_1$  ergab 8 4 2. In der Rückkreuzungsgeneration hatten 7 fertile Pflanzen die gleiche Chromosomenanordnung in der Diakinese. Unter den Sterilen fand sich bei 10 Pflanzen die Konfiguration 8 2 2 2, eine stimmte mit 8 4 2 mit der  $F_1$  überein. Die Fixierungen der übrigen Pflanzen enthielten keine für die Analyse brauchbaren Zellen. Bei den Pollensterilen der Rückkreuzung ist demnach der Viererring meist in 2 Bivalente aufgelöst. Da durch den Pollen *stringens* in diese Pflanzen gebracht wurde, müssen sie aus Eizellen stammen, die die *stringens*-Chromosomen des Viererrings der  $F_1$  enthielten. Da dieser die Chromosomenenden 1—4 umfaßt mit dem Locus *fr* im Ende 3, ist die eine Pflanze, die für *fr/fr* homozygot ist, aber trotzdem den Viererring enthält, als crossing-over-Individuum anzusehen, das aus einer Eizelle stammt, bei deren Bildung in der MMZ ein Austausch zwischen dem Translokationspunkt des Ringes und dem Locus *fr* stattgefunden hat. Das gefundene Zahlenverhältnis der fertilen und pollensterilen Pflanzen beweist weiter, daß der *stringens*-Anteil des Viererrings ebenso gut wie der *rigens*-Anteil in der Eizelle funktionsfähig ist und homozygot realisiert werden kann. Alle  $F_1$ R-Pflanzen enthielten den Achterring, ohne daß Ausfälle durch taube Samen zu verzeichnen gewesen wären. Die Eizellen des Bastards enthalten demnach alle ausschließlich den *rigens*-Anteil dieses Ringes. Die entsprechenden *stringens*-Chromosomen enthalten also den Faktor, der für die Unterlegenheit dieses Komplexes in der Eizellenkonkurrenz verantwortlich ist. Eventuell sind in diesem Chromosomenring gleichzeitig die Faktoren zu suchen, die die Überlegenheit von *rigens* verursachen. Die geringe Anzahl tauber Samen zeigt, daß der Letalfaktor von *stringens*, der in den anderen Rückkreuzungen taube Samen ergibt, hier nicht in den Eizellen vorkommt. Da nach den Spaltungsergebnissen die *stringens*-Chromosomen des Viererrings in den Eizellen auftreten, ist dieser Faktor wahrscheinlich ebenfalls im Achterring lokalisiert. Das Ausmaß des crossing-over zwischen dem Translokationspunkt und dem Locus *fr* dürfte, soweit sich dies aus dem kleinen Zahlenmaterial von 18 Pflanzen erkennen läßt, etwa um 5% liegen.

XI. 1943/194 *Oe. pollensteril fr fr × (suaveolens sulfurea × strigosa) flavens · stringens*, normal bestäubt.

1943/195 gleiche Kreuzung, spärlich bestäubt.

In diesen Nachkommenschaften treten sowohl bei normaler wie bei spärlicher Bestäubung die Spaltungen für die Faktoren  $s/+\textsuperscript{s}$  und  $fr/+\textsuperscript{fr}$  in normaler Weise auf. Beide weichen nicht von der Erwartung 1:1 ab. Zur Erfassung kleiner Abweichungen ist allerdings das Zahlenmaterial zu gering.

	Antheren fertil		Antherensteril <i>fr/fr</i>		Summe
	Blüte		Blüte		
	gelb	<i>sulfurea</i>	gelb	<i>sulfurea</i>	
1943/194	3	4	9	2	18
1943/195	14	10	12	15	51

XII. 1943/196 *Oe. pollensteril fr fr*  $\times$  (*suaveolens sulfurea*  $\times$  *strigosa*) <sup>s</sup>*albicans* · *stringens*; normal bestäubt.

1943/197 gleiche Kreuzung, spärlich bestäubt.

1943/198 *Oe. pollensteril fr fr*  $\times$  (*biennis Hannover*  $\times$  *strigosa*) <sup>b</sup>*albicans* · *stringens*, normal bestäubt.

1943/199 gleiche Kreuzung, spärlich bestäubt.

In den Kreuzungen mit <sup>s</sup>*albicans* · *stringens* läßt sich eine geringe Steigerung der Häufigkeit der *sulfurea*-Pflanzen nach spärlicher Bestäubung feststellen, die jedoch durch die geringe Anzahl von 1 bzw. 4 Individuen nicht zu sichern ist. Für steril:fertil tritt eine 1:1-Spaltung auf. Erwartet wurde ein sehr geringer Anteil der Fertilen, da im Pollen des Bastards nur *stringens-fr* vorkommen sollte und Fertile aus +<sup>fr</sup>-Austauschpollen hervorgehen müssen. In dieser Kombination ist das crossing-over zwischen *fr* und dem Translokationspunkt sehr häufig, so daß fast das Verhältnis einer freien Spaltung erreicht wird. Da nur die *stringens*-Chromosomen im Pollen funktionsfähig sind, bei der bekannten Reihenfolge der Loci Translokationspunkt — *s*—*fr* und der Konstitution der Heterozygoten +<sup>s</sup> *fr/s*+<sup>fr</sup>, müssen die pollensterilen *sulfurea*-Pflanzen als Ergebnisse eines doppelten Austausches angesehen werden. Ihr Auftreten beweist, daß dieser möglich ist, über seine Häufigkeit läßt sich durch den Mangel an *sulfurea*-Pflanzen in der Nachkommenschaft nichts aussagen.

In den Kreuzungen mit <sup>b</sup>*albicans* · *stringens* treten mit 8,6% nur sehr wenige pollensterile Pflanzen auf. Die Abweichung gegenüber <sup>s</sup>*albicans* · *stringens* ist gut gesichert. Die beiden Bestäubungen, normal und spärlich, unterscheiden sich in der Häufigkeit der fertilen Pflanzen, die mit  $D/m_D = 7,5$  und  $P < 0,001$  gut gesichert ist. Da beide Bestäubungen mit dem Pollen der gleichen Blüte ausgeführt wurden, kann diese Differenz im Auftreten der Pollensterilen keinen Unterschied im crossing-over bedeuten. Es muß vielmehr angenommen werden, daß eine Pollenschlauchkonkurrenz zwischen *fr*- und +<sup>fr</sup>-Pollen stattfindet, die durch die spärliche Bestäubung vermindert wurde.

	Antheren fertil		Antherensteril <i>fr/fr</i>		Summe
	Blüte		Blüte		
	gelb	<i>sulfurea</i>	gelb	<i>sulfurea</i>	
1943/196	51	1	50	—	102 0,9% <i>sulfurea</i>
1943/197	72	1	55	3	131 3,0% <i>sulfurea</i>
1943/198	1	—	61	1	63 1,6 ± 1,6% fertil
1943/199	7	—	23	—	30 23,3 ± 2,4% fertil
					Differenz 21,7 + 2,9%

XIII. 1943/213 *Oe. (chicaginensis*  $\times$  *strigosa*) *excellens* · *stringens*  $\times$  *strigosa*.

In der Nachkommenschaft dieser Kreuzung fehlen die tauben Samen fast ganz. Dafür sind sehr viele nicht keimfähige Samen vorhanden, die einen Embryo enthalten. Von 357

Samen keimten nur 40. Es traten in größerer Anzahl Knirpse *kr/kr* auf, die bedeutend kräftiger waren als aus anderen *stringens*-Kreuzungen und zur Blüte kamen. Ihre Konfiguration, die an mehreren Pflanzen kontrolliert wurde, ist 4 4 2 2 2. Die Chromosomenanordnung der  $F_1$  ist drei Viererringe und ein Bivalent. Die Knirpse entstehen demnach durch Vereinigung von zwei Gameten, die beide den *stringens*-Anteil des einen Viererrings enthalten. Crossing-over-Individuen, also Knirpse mit drei Viererringen, wurden nicht beobachtet, sie waren aber unter der verhältnismäßig geringen Anzahl von Pflanzen, die zytologisch untersucht werden konnte, auch nicht zu erwarten. Wie die große Häufigkeit der Knirpse in dieser Kreuzung zeigt, kann der *stringens*-Anteil dieses Viererrings normal in der Eizelle funktionieren und tritt dort in der erwarteten Häufigkeit auf.

## D. Diskussion.

### 1. Zusammenfassung der Beobachtungen über das crossing-over.

Über das crossing-over zwischen einzelnen Loci lassen sich aus dem vorliegenden Material einige ergänzende Hinweise zu den bereits bekannten Tatsachen entnehmen. Zwischen den Loci *ret* und *ster* wurden bei 287 Pflanzen keine Anhaltspunkte für eine Koppelung gefunden, ebenso nicht zwischen *s* und *br*. Zwischen *br* und *ster* fand sich eine freie Rekombination, im Gegensatz zu den Beobachtungen an der ursprünglichen  $F_2$ , die eine Koppelung mit 34% Austausch zeigte. Da in der *Oe. Lamarckiana brevistylis* Freiburg ein Austausch von 50% zwischen beiden Loci stattfindet, scheint es so, als ob hier mehrere Generationen nach der ersten Bastardierung der ursprüngliche Austauschprocentsatz wiederhergestellt sei. Dies wäre dann als eine Parallele zu den Beobachtungen von RENNER (1942) anzusehen, der eine Verminderung der crossing-over-Vorgänge in den Folgegenerationen nach starker Erhöhung durch die erste Bastardierung feststellte. In beiden Fällen ist, nach einer Veränderung der Häufigkeit der Austauschvorgänge durch die Bastardierung, in den späteren Generationen eine Angleichung an den ursprünglichen Zustand gegeben.

Der Austausch zwischen *fr* und dem Translokationspunkt ist auch hier, wie schon früher nachgewiesen (HARTE 1948), von der jeweiligen Komplexkombination abhängig. In *rigens · stringens* wurde durch die zytologische Untersuchung der Pollensterilen in der  $F_1R$  ein Austausch auf der Strecke *fr*-Translokationspunkt sicher nachgewiesen. Für den Faktor *kr*, der in *Oe. strigosa* eine absolute Koppelung mit dem Komplex zeigt, ließ sich hier, an einem allerdings sehr geringen Material, kein crossing-over gegenüber dem Translokationspunkt feststellen.

Im ganzen wurden die früheren Befunde bestätigt, wonach der Austausch zwischen zwei Loci und zwischen verschiedenen Bastarden nicht eine feststehende Größe ist, sondern in Bastarden größer sein kann als in den reinen Arten und zwischen verschiedenen Bastarden ebenso große Unterschiede aufweisen kann. Die Häufigkeit der Austauschvorgänge auf einer bestimmten Strecke hängt nicht nur von ihrer Länge, sondern auch von der Art der beiden miteinander kombinierten Komplexe ab. Beobachtungen über eine Veränderlichkeit der Austauschwerte in Abhängigkeit von der jeweils vorliegenden Kreuzung wurden auch an anderen Formen, vor allem bei Artbastarden gemacht, so von v. ROSEN an *Pisum* und von KÜHL (1937), ERNST (1939) und HOFFMANN (1949) an *Antirrhinum*. In beiden Fällen wurde nach Artkreuzungen ein geringerer crossing-over-Wert gefunden als nach Bastardierung von nahe verwandten Rassen innerhalb der Art. Spätere Generationen wurden hierbei nicht untersucht.



## II. Der Einfluß der verschiedenen Gene und Komplexe auf die Gonenkonkurrenz.

a) *Zusammenstellung der Ergebnisse.* In einer früheren Arbeit (HARTE 1948) wurde eine ausführliche Darstellung gegeben über die Untersuchungen, die an *Oenothera* über die Gonenkonkurrenz vorliegen. Es ist daher an dieser Stelle nur nötig, die neuen Befunde in diesen Rahmen einzuordnen und in Beziehung zu anderen Objekten zu bringen.

1. *sulfurea*. Für das Allelenpaar  $s/+^s$  sind im vorliegenden Material einige Beobachtungen enthalten, die aber keine wesentlichen Ergebnisse über das bereits Bekannte hinaus ergeben. In der  $F_2$  von  $^h\textit{franciscana} \cdot \textit{velans}$  sind zu wenig *sulfurea*-Pflanzen vorhanden, was auf die bekannte Unterlegenheit von *s*-Pollenschläuchen und eventuell der *s*-Gonen in den Samenanlagen schließen läßt. Für die beiden Bastarde *velans* · *flavens* und *flavens-velans* ist das Material der Rückkreuzungen mit *flavens* ziemlich klein. Die Abweichung von der Erwartung im Auftreten der Pflanzen mit einem und zwei Viererringen ist aber trotzdem gesichert und parallel dazu geht ein Defizit an *sulfurea*-Pflanzen. Hier ist also der Schluß gerechtfertigt, daß im *Lamarckiana*-Plasma eine gewisse Benachteiligung des *flavens*-Allels *s* in den Eizellen vorliegt, und als Folge davon die Homozygoten  $s/s$ , die zwei Bivalente an Stelle des einen Viererringes der  $F_1$  besitzen, in zu geringer Zahl auftreten. Da in der entsprechenden Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana* RENNER in früheren Aufzuchten diese Benachteiligung des *flavens*-Anteils nicht festgestellt wurde, sondern eine der normalen Erwartung entsprechende Spaltung vorlag, ist dieser Befund einer Plasmawirkung auf die Embryosackkonkurrenz zunächst vorsichtig zu beurteilen.

Die Nachkommenschaft der Kreuzung  $^h\textit{franciscana} \cdot \textit{s} \cdot \textit{stringens} +^s$  zeigt, genau wie die früher bearbeitete Kombination  $^h\textit{Hookeri} \cdot \textit{s} \cdot \textit{stringens} +^s$ , daß durch die Anwesenheit von *fr* in der gleichen Koppelungsgruppe die Konkurrenzverhältnisse zugunsten von *s* verschoben werden. Bei der engen Koppelung  $s +^{fr}/+^s \textit{fr}$  ist der Einfluß der Allele *fr* und  $+^{fr}$  auf die Pollenschlauchkonkurrenz größer als der von  $s/+^s$  ausgehende, so daß ein Überwiegen der fertilen *sulfurea*-Pflanzen und ein Defizit an gelb-sterilen in der Nachkommenschaft resultiert.

2. *brevistylis, vetaurea, sterilis*. Für die Allele *br* und  $+^{br}$  läßt sich in den untersuchten Kombinationen kein Einfluß auf die Gonenkonkurrenz feststellen.

Die *vet*-Pflanzen treten in beiden Kreuzungen zwar etwas zu selten auf, aber dies kann noch als zufällige Abweichung von der Erwartung gedeutet werden. Diese Beobachtung berechtigt also nicht dazu, einen Einfluß von *vet* und  $+^{vet}$  auf die untersuchte Erscheinung anzunehmen.

Das gleiche gilt für *ster* und  $+^{ster}$  in  $^h\textit{Hookeri} \cdot \textit{velans}$ . Die Spaltungszahlen der untersuchten *laeta*-Nachkommenschaft sind dagegen so zu interpretieren, daß in einem Geschlecht die  $+^{ster}$ -Gonen fast völlig ausgefallen sind, während im anderen eine normale Spaltung vorliegt, und so in der  $F_2$  das Zahlenverhältnis einer Rückkreuzung entstanden ist. Da die genaue Komplexkonstitution der  $F_1$  nicht bekannt ist, lassen sich aus dieser isolierten Beobachtung jedoch noch keine weiteren Rückschlüsse über das Verhalten von *ster* in verschiedenen Komplexverbindungen ziehen.

3. *fr. α. Embryosackkonkurrenz.* In den früher beschriebenen Kreuzungen des Komplexes *stringens* mit *flavens* und  $^h\textit{Hookeri}$  wurde festgestellt, daß das Allel *fr* einen Einfluß sowohl auf die Pollenschlauch- wie auf die Embryosackkonkurrenz hat, die aber weitgehend von der genetischen Konstitution der Mutterpflanze abhängig ist. In der Kombination *flavens* · *stringens* tritt eine der Erwartung entsprechende Spaltung nach fertilen und pollensterilen Pflanzen ein, während in  $^h\textit{Hookeri}$ .

*stringens* ein fast völliges Unterliegen der *fr*-Gonen gegenüber  $+^{fr}$  sowohl im Pollenschlauch wie im Embryosack festzustellen ist. In ihrem Ausmaß wird diese Konkurrenz aber wiederum von  $s/+^s$  beeinflusst. Das Verhalten der Allele *fr* und  $+^{fr}$  in den hier beschriebenen Komplexkombinationen ordnet sich völlig zwischen diese beiden Extreme der *flavens*- und *<sup>h</sup>Hookeri*-Kreuzungen ein.

In *rigens · stringens* findet sich in den Eizellen ein normales Verhältnis von  $fr: +^{fr} = 1:1$ . Von diesen Allelen wird hier also kein Einfluß auf die Konkurrenzfähigkeit der Gonen um die Bildung des Embryosackes ausgeübt.

Bei *velans · stringens* ♀ läßt sich in der Rückkreuzung mit *stringens-fr* ♂ ein gesichertes Defizit an Pollensterilen feststellen. Die Unterlegenheit der *fr*-Gonen in den Samenanlagen ist deutlich, aber geringer als bei *<sup>h</sup>Hookeri · stringens*. Für das Zusammenwirken der Allele *fr* und  $+^{fr}$  mit den Komplexen bei der Konkurrenz um die Bildung des Embryosackes läßt sich demnach eine deutliche Reihe feststellen, die von freier Spaltung bei *flavens* und *rigens* über *velans* mit deutlicher Benachteiligung von *fr* bis zu *<sup>h</sup>Hookeri* mit fast völliger Verdrängung der *fr*-Gonen führt. Die  $F_2$  aus *<sup>h</sup>franciscana sulfurea · stringens* zeigt ein Verhältnis von steril : fertil und *sulfurea* : gelb, das mit der entsprechenden Nachkommenschaft aus *<sup>h</sup>Hookeri s +<sup>fr</sup> · stringens +<sup>s</sup>fr* übereinstimmt. Der Komplex *<sup>h</sup>franciscana* muß also in dieser Reihe zusammen mit *<sup>h</sup>Hookeri* eingeordnet werden. Es besteht hierbei eine Korrelation zwischen der Wirkung der Allele  $s/+^s$  und  $fr/+^{fr}$  in der Weise, daß das Allel *s*, wenn es das normalerweise in *<sup>h</sup>Hookeri* und *<sup>h</sup>franciscana* enthaltene  $+^s$  ersetzt, die Überlegenheit des Allels  $+^{fr}$ , mit dem es eng gekoppelt ist, deutlich abschwächt.

β. *Pollenschlauchkonkurrenz*. Die Spaltung nach steril und fertil in Rückkreuzungen von *stringens*-Bastarden auf pollensterile  $fr/fr$ -Pflanzen ermöglicht Feststellungen über das Verhältnis der beiden zu erwartenden Genotypen *fr* und  $+^{fr}$  in den tatsächlich zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuchen. Für *flavens · stringens* konnte in einer Kontrollaussaat die bereits früher festgestellte, normale Spaltung bestätigt werden (OEHLKERS 1926, HARTE 1942, OEHLKERS und HARTE 1943). Bei *acuens · stringens* ist in zwei Aufzuchten ein Defizit an Pollensterilen festzustellen, das in jedem einzelnen Fall gerade noch zufällig sein könnte, aber die Übereinstimmung in der Richtung der Abweichung läßt doch vermuten, daß hier eine geringe Benachteiligung der *fr*-Pollenschläuche vorliegt. In der Nachkommenschaft von *velans · stringens* ist der Überschuß an Fertilen deutlich, während bei *<sup>h</sup>franciscana · stringens* die Pollensterilen vollständig fehlen, wie dies früher bereits bei der Rückkreuzung mit *<sup>h</sup>Hookeri · stringens* beobachtet wurde.

Für die Beeinflussung des Pollenschlauchwachstums durch die Allele *fr* und  $+^{fr}$  zeigt sich demnach, daß die Wirkung weitgehend von der Komplexkombination abhängt, in der die beiden Allele vorkommen. Die Reihe beginnt auch hier mit *flavens*, das eine normale Spaltung und folglich ein völlig gleiches Wachstum der beiden Sorten von Pollenschläuchen ermöglicht, und führt über *acuens* mit geringer und *velans* mit starker Benachteiligung von *fr* zu *<sup>h</sup>franciscana* und *<sup>h</sup>Hookeri* mit fast völligem Fehlen der Pollensterilen in der Nachkommenschaft. Soweit die Individuenzahlen in den einzelnen Versuchen Rückschlüsse zulassen, spricht das Ergebnis der spärlichen Bestäubungen dafür, daß hier die Häufigkeit der Pollensterilen zunimmt, was, wie schon von CORRENS (1900) dargelegt wurde,

ein Beweis für die Richtigkeit der zugrunde gelegten Hypothese ist, daß nämlich das Defizit an Pollensterilen gegenüber der Erwartung bei freier Spaltung auf eine Benachteiligung durch verlangsamtes Pollenschlauchwachstum zurückzuführen ist.

Alle hier besprochenen Komplexkombinationen mit *stringens* zeigen als gemeinsames Kennzeichen eine geringe Verkettung der Chromosomen in der  $F_1$ . In der Meiosis erfolgt dementsprechend eine weitgehende Umordnung der Genome, so daß die Allele *fr* und  $+^{fr}$  nicht nur in der ursprünglichen Kombination mit den übrigen Genen ihres Komplexes vorkommen, sondern alle möglichen neuen Zusammenstellungen zwischen den Chromosomen der beiden Komplexe der Heterozygoten auftreten.

Eine Sonderstellung nehmen die Verbindungen mit *<sup>s</sup>albicans* und *<sup>b</sup>albicans* ein. Hier ist der mit *stringens* verbundene Komplex nur in der Eizelle realisierbar, und die  $F_1$  zeigt mit 122 eine hohe Verkettung der Chromosomen in der Meiosis, so daß eine Rekombination zwischen den Allelen aus *albicans* und *stringens* nur durch crossing-over möglich ist. Der Pollen enthält in den aktiven Körnern nur *stringens*, das normalerweise mit *fr* und nur in den cross-over-Körnern mit  $+^{fr}$  verbunden ist. Die Nachkommenschaften beider Verbindungen zeigen einen sehr verschiedenen Anteil der aus Austauschgameten entstandenen Pollenfertilen. Der gesicherte Anstieg in der Häufigkeit der Fertilen nach spärlicher Bestäubung zeigt deutlich, daß jene nicht nur durch das Ausmaß des crossing-over zwischen den beiden Komplexen *albicans* und *stringens* bestimmt wird, sondern daß außerdem sehr stark eine Pollenschlauchkonkurrenz zwischen *stringens fr* und *stringens  $+^{fr}$*  vorliegt. An der verschiedenen Häufigkeit der pollenfertilen Pflanzen in den Rückkreuzungen der beiden *albicans · stringens*-Bastarde kann also sowohl ein unterschiedliches Niveau des Faktorenaustausches in *<sup>s</sup>albicans · stringens* und *<sup>b</sup>albicans · stringens* wie eine Differenz in der Stärke der Pollenschlauchkonkurrenz bei den beiden Bastarden beteiligt sein. Da eine Bestimmung des crossing-over in diesem Fall nur möglich ist, wenn keine Pollenschlauchkonkurrenz vorliegt oder ihr Ausmaß bekannt ist, diese aber andererseits nur bei bekannter Ausgangshäufigkeit der beiden beteiligten Allele *fr* und  $+^{fr}$  in den konkurrierenden Pollenschläuchen festgestellt werden kann, muß hier die Frage offen bleiben, wo die Ursache für die unterschiedliche Häufigkeit der Pollenfertilen in den Nachkommenschaften der beiden Bastarde zu suchen ist. Einige Tatsachen sprechen aber dafür, daß der Differenz im Ausmaß der Pollenschlauchkonkurrenz eine wesentliche Rolle hierbei zuzusprechen ist. Der Anstieg in der Häufigkeit der Fertilen nach spärlicher Bestäubung zeigt an, daß in der Kombination von *<sup>b</sup>albicans · stringens* im Gegensatz zu allen anderen hier bearbeiteten Bastarden eine Förderung von *fr*- und eine Hemmung der  $+^{fr}$ -Schläuche stattfindet, während die sehr große Häufigkeit der Fertilen aus *<sup>s</sup>albicans · stringens* auf die auch in den übrigen Fällen gefundene Benachteiligung von *fr* schließen läßt.

4. Die Wirkung größerer Chromosomengruppen. An neuen Beobachtungen hierzu ist nur *rigens · stringens* anzuführen. In der Meiosis der  $F_1$  werden drei Chromosomengruppen gebildet, ein Achterring, ein Viererring und ein Bivalent. Aus der Spaltung der Nachkommenschaft ist zu ersehen, daß der *rigens*-Anteil des Achterringes sich gegenüber dem *stringens*-Anteil in den Embryosäcken völlig durchsetzt, so daß die entsprechenden *stringens*-Chromosomen in den Eizellen



nicht auftreten. Von den Chromosomen des Viererringes mit den Enden 1-2-3-4, denen bei *<sup>h</sup>Hookeri · stringens* und *<sup>h</sup>franciscana · stringens* der entscheidende Einfluß zukommt, treten hier beide Anteile, sowohl aus *stringens* wie aus *rigens*, gleichmäßig in den Eizellen auf. Die Konkurrenz um die Bildung des Embryosackes wird in dieser Verbindung also ausschließlich von den Chromosomen des Achterringes bestimmt. Eine Kombination der Wirkungen, die von verschiedenen Chromosomengruppen ausgehen, findet nicht statt.

b) *Die Deutung der Befunde.* Diese sehr verschiedenartigen Befunde werfen eine Reihe von Fragen auf, deren Lösung nicht nur für die Deutung der Verhältnisse bei *Oenothera*, sondern auch für allgemeine Fragen über die Gonenkonkurrenz von Interesse ist. Es handelt sich hierbei um drei an sich getrennte, aber im Material eng miteinander verflochtene Beobachtungen, die auch in der Besprechung nur teilweise getrennt werden können, nämlich

1. die Tatsache, daß zwischen Makrosporen und zwischen Pollenkörnern mit verschiedenen Allelen eine Konkurrenz stattfindet,

2. daß das Ausmaß der Konkurrenz zwischen Zellen, die verschiedene Allele enthalten, bei verschiedenen Komplexkombinationen bedeutende Unterschiede aufweist, und schließlich

3. um die Gleichheit der Konkurrenzreihen für Pollenschlauch und Embryosack.

Vor der Annahme einer verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche oder einer Differenz in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Gonen im Embryosack als Ursache der Konkurrenzerscheinungen ist noch die Möglichkeit einer selektiven Befruchtung, wie sie von SCHWEMMLE (1952) für andere *Oenothera*-Arten nachgewiesen wurde, zu prüfen. Soweit es sich um  $F_2$ -Aufzuchten handelt, in denen ein Defizit an Rezessiven nachgewiesen wurde, bleiben zunächst beide Möglichkeiten offen. Es ist aber auf Grund des gesamten Materials doch eine Entscheidung zwischen den Hypothesen „selektive Befruchtung“ und „Gonenkonkurrenz“ zu treffen. Bei Zutreffen der zuerst genannten Möglichkeit müssen die Pollenschläuche bevorzugt die Eizellen befruchten, die nicht das gleiche Allel enthalten. Dies müßte in der  $F_2$  zu einem Überschuß an Heterozygoten und einem Defizit für die beiden zu erwartenden Homozygoten führen. Soweit aber zytologische Untersuchungen der  $F_2$  vorliegen (HARTE 1948), konnte in den Fällen von vermuteter Gonenkonkurrenz festgestellt werden, daß hier tatsächlich die Homozygoten des einen Allels bzw. Komplexes in der Überzahl auftreten. Außerdem wurden sämtliche  $F_2$ -Befunde an Rückkreuzungen mit Homozygot-rezessiven in beiden Richtungen bestätigt. Hierbei schaltet aber, da in einem Geschlecht nur eine Sorte von Keimzellen vorhanden ist, eine selektive Befruchtung aus. Bei Annahme einer selektiven Befruchtung bleiben auch die Beobachtungen unerklärlich, wonach sich in einer Komplexkombination (*balbicans · stringens*) eine Umkehrung der Konkurrenzverhältnisse ergibt. Hier müßten plötzlich die unverändert gebliebenen *fr*-Eizellen gegenüber den unveränderten *fr*-Pollenschläuchen eine verstärkte Anziehungskraft ausüben, während sie die  $+fr$ -Pollenschläuche, im Gegensatz zu den Verhältnissen in allen anderen Bastarden, abstoßen müßten, was äußerst unwahrscheinlich ist. Daß dagegen eine derartige Umkehrung der Konkurrenz zweier Allele möglich ist, wurde bereits von HIORTH (1926) am Verhalten von  $R/+^R$  in Kombination mit *velans* und *gaudens* erwiesen.

Es sprechen alle Befunde, sowohl an den Eizellen wie an den Pollenschläuchen, dafür, daß die von SCHWEMMLE nachgewiesene selektive Befruchtung hier nicht zur Erklärung des Defizits bestimmter Genotypen herangezogen werden kann. Es bleibt nur die Hypothese einer echten Gonenkonkurrenz als Erklärungsmöglichkeit übrig.

Bei der Konkurrenz zwischen *s* und  $+^s$  und besonders zwischen *fr* und  $+fr$  fragt es sich zunächst, wo die Ursachen für die verschieden schnelle Entwicklung der beiden konkurrierenden Zellsorten zu suchen sind. Da für *fr* die meisten Kreuzungen vorliegen, soll sich die Diskussion vor allem hierauf stützen. Über

die Ursachen der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit läßt sich nur aus der Feststellung ihres Vorhandenseins nichts aussagen, denn die Anwesenheit der Allele *fr* und  $+^{fr}$ , die es ermöglicht, am Kreuzungsergebnis den Effekt der Konkurrenz abzulesen, stellt zunächst nur eine Markierung der Gonen dar, ohne daß sich daraus bereits Hinweise auf einen ursächlichen Zusammenhang ergeben. Die in den verschiedenartigsten Bastarden immer wieder in gleicher Weise zu beobachtende Tatsache legt aber doch die Vermutung nahe, daß entweder im Gen *fr* oder in einem anderen, mit ihm eng gekoppelten Locus die Ursache zu suchen ist.

Pollenschläuche mit *fr* sind völlig normal funktionsfähig, wenn die Konkurrenz ausgeschaltet ist. Dies zeigt sich daran, daß alle Kreuzungen mit *Oe. strigosa*, deren Pollen nur *stringens fr* enthält, möglich sind. Bei Verwendung des Pollens von *Oe. strigosa* für Selbstung dieser Art in Kreuzungen mit  $+^{fr}/+^{fr}$ -Formen, bei Rückkreuzungen auf Bastarde  $+^{fr}/fr$  und auf Pollensterile *fr/fr* findet sich immer ein normaler Samenansatz, unabhängig von der genetischen Konstitution des Griffels in bezug auf die Komplexe und die *fr*-Allele. Das Fehlen der *fr/fr*-Pflanzen in der Nachkommenschaft aus dem Pollen heterozygoter Pflanzen kann also nicht auf einer grundsätzlichen Unfähigkeit der *fr*-Pollenschläuche zum normalen Wachstum beruhen. Die gleiche Überlegung gilt für das Allel *s*, das in den vorliegenden Kreuzungen entweder direkt (*flavens s*) oder über einen längeren Stammbaum (*<sup>h</sup>Hookeri s*, *<sup>h</sup>franciscana s*) aus dem Komplex *albicans* der *Oe. suaveolens* oder *biennis* stammt. Daraus ergibt sich, daß Pollenschläuche mit dem Allel *fr* bzw. *s* schnell genug wachsen können, um in der zur Verfügung stehenden Zeit den Weg von der Narbe zum Fruchtknoten zurückzulegen, aber die Schläuche mit den dominanten Allelen sind schneller und können dadurch den größten Teil der Eizellen vor der Ankunft der langsamer wachsenden Schläuche befruchten.

Für die Eizellen zeigt sich am Verhalten der Homozygoten und einiger Bastarde, besonders in *flavens · stringens*, daß sowohl Kerne mit *fr* wie solche mit *s* sehr gut funktionsfähige Embryosäcke bilden können, ihre Unterlegenheit gegenüber  $+^{fr}$  und  $+^s$  also nur durch die relativen Stärkeverhältnisse in der betreffenden Komplexkombination bedingt wird.

Der nächste zu betrachtende Punkt ist, ob die Wachstumsgeschwindigkeit des Pollenschlauches ausschließlich vom Pollenkorn her bestimmt wird, oder ob ein Zusammenwirken mit dem Griffelgewebe hierfür maßgebend ist. Daß dessen genetische Konstitution hierbei einen entscheidenden Einfluß haben kann, zeigen die Untersuchungen über die Selbststerilität. Es fragt sich also, ob die Unterlegenheit der *fr*- und *s*-Gonen als Selbststerilitätsreaktion aufzufassen ist. Es wäre dann die Lage gegeben, daß von zwei Allelen einer Reihe eines ( $+^{fr}$ ,  $+^s$ ) Selbstfertilität bedingt, das andere (*fr*, *s*) eine teilweise Selbststerilität. Hiergegen sprechen jedoch die oben angeführten Überlegungen. Bei dieser Annahme bleiben auch eine ganze Reihe von Beobachtungen widerspruchsvoll. Einmal ist dann die gute Fertilität der *Oe. strigosa* unerklärlich, bei der die *fr-stringens*-Pollen im heterozygoten Griffel wachsen müssen, und ebenso die Umkehrung der Konkurrenzverhältnisse bei *<sup>b</sup>albicans · stringens*, da hier das *fr*-Allel, wie in allen anderen Fällen, aus *stringens* stammt und es plötzlich überlegen ist. Es ist nach allem also wahrscheinlich, daß die absolut genommen ausreichende, aber relativ geringere Wachstumsgeschwindigkeit bestimmter Pollenschläuche nicht durch eine Hemmungsreaktion in Verbindung mit dem Griffelgewebe nach Art der Selbststerilität zustande kommt. Nach den Befunden von RENNER und PREUSS-HERZOG (1942) und KAIENBURG (1950) wachsen die Pollenschläuche bei *Oenothera* in einem Leitgewebe, das sie mechanisch zum Fruchtknoten hinlenkt. Die verschiedenen Zuwachsgeschwindigkeiten der Pollenschläuche mit verschiedenen Allelen könnten also sowohl auf einer unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeit als auch auf einer verschieden starken Befähigung zur Aufschließung des Leit-

gewebes zurückgehen. Hierüber ist aber auf Grund der vorliegenden Versuche keine Entscheidung möglich. Ein Zusammenhang dieser Art hätte zwar mit dem mechanischen Bau des Leitstranges, aber nicht direkt mit der genetischen Konstitution der Zellkerne im Griffelgewebe zu tun.

Für die Konkurrenz um die Bildung des Embryosacks kann über das Vorliegen einer der Selbststerilität ähnlichen Reaktion, bei der die Konkurrenzfähigkeit der Gonen durch das Zusammenwirken von bestimmten Allelen des umliegenden Nuzellusgewebes beeinflusst wird, wegen der Unmöglichkeit, heterozygote Embryosackmutterzellen in ein homozygotes Grundgewebe einzulagern, auf direktem Wege weder im positiven noch im negativen Sinne entschieden werden. Da jedoch Kombinationen bekannt sind, in denen die untersuchten Allele in normalen Zahlenverhältnissen in den Eizellen auftreten, ist eine derartige Reaktion nicht sehr wahrscheinlich.

Neben der Feststellung der Gonenkonkurrenz ist aber noch eine weitere Frage von besonderer Bedeutung, die sich aus der Feststellung ergibt, daß das Ausmaß dieser Konkurrenz zwischen den Allelen eines gegebenen Gens nicht für alle Komplexkombinationen gleich ist, sondern ganz extreme Schwankungen aufweist. Für die Rückkreuzungen eines Jahres wurden ausschließlich Pollensterile der gleichen Herkunft verwendet, unabhängig von der Komplexkombination des Pollenlieferanten. Daß sich trotzdem die Unterschiede zwischen den Allelen und zwischen den einzelnen Bastarden derart deutlich zeigen, beweist, daß für die verschiedene Größe der Differenz zwischen  $fr$ - und  $+^{fr}$ -Schläuchen ein Griffel einfluß nicht gegeben ist. Als erste Erklärungsmöglichkeit ist hierfür in Betracht zu ziehen, daß eine Gleichheit der beteiligten Allele nicht in allen Fällen vorauszusetzen ist. Da  $fr$  immer aus *stringens* stammt, könnten Unterschiede bei  $+^{fr}$  liegen. Es wäre dann eine Reihe multipler Allele anzunehmen, bei denen sich diejenigen, die homozygot fertile Antheren bewirken, in ihrer Wirkung auf die haploide Generation unterscheiden. Weiterhin wäre es möglich, daß bei Gleichheit der  $+^{fr}$ -Allele in allen Bastarden ihre Kombination mit den übrigen Genen eine entscheidende Rolle spielt. Daß dies tatsächlich einen Einfluß hat, der nicht vernachlässigt werden darf, zeigen eine Reihe von Beobachtungen. In *Hookeri s. stringens* und *franciscana s. stringens* ist das endgültige Ausmaß der Konkurrenz die Resultante zwischen den beiden Einflüssen, die von  $s/+^s$  und  $fr/+^{fr}$  ausgehen, wobei der Einfluß von  $fr$  stark überwiegt, und die sonst sehr deutliche Unterlegenheit von  $s$  gegenüber  $+^s$  durch die enge Koppelung  $s \cdot +^{fr}/+^s fr$  in ihr Gegenteil verkehrt wird. Eine völlige Umkehrung der Konkurrenzverhältnisse zweier Allele durch die Kombination mit einem anderen Faktor wurde auch bereits von HIORTH (1926) an  $R$  und  $+^R$  zusammen mit *velans* und *gaudens* nachgewiesen. In *Hookeri s. stringens*, und zwar sowohl bei Heterozygotie  $s/+^s$  wie bei Homozygotie für  $+^s$ , zeigt sich, daß beide hier vorhandenen Chromosomenringe einen Einfluß ausüben in der Weise, daß immer der *Hookeri*-Anteil bevorzugt ist (HARTE 1948). Es kann also eine Kombination der Wirkungen, nicht nur bei eng gekoppelten Genen, sondern auch bei Lage in verschiedenen Chromosomenverbänden erfolgen. Daß auch die entgegengesetzte Reaktion, das völlige Vorherrschen der Wirkung, die von einer Chromosomengruppe ausgeht, möglich ist, beweist das Verhalten von *rigens s. stringens*, wo die Embryosackkonkurrenz ausschließlich von den Chromosomen des Achterringes bestimmt wird, während  $fr/+^{fr}$ , die hier im Viererring lokalisiert sind, eine zufallsgemäße Spaltung zeigen. Die Differenz der Wachstumsgeschwindigkeit von  $fr$ - und  $+^{fr}$ -Schläuchen im



Pollen verschiedener Herkunft könnte also ihre Ursache auch darin haben, daß diese Bastarde für eine unterschiedliche Anzahl von Genen heterozygot sind, die alle auf das Pollenschlauchwachstum einwirken. Die tatsächlich erreichte Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Schläuche wäre dann das Ergebnis aus den Einflüssen aller positiv und negativ wirkenden Allele, die im Pollenkern enthalten sind. Je mehr solcher Gene vorhanden sind, um so größer ist die Variationsbreite, und um so geringer die Differenz, die zwischen der Wirkung zweier Allele feststellbar ist. Diese modifizierenden Gene müßten sich, soweit sie nicht mit dem untersuchten Locus gekoppelt sind, gleichmäßig sowohl auf die *fr*- wie auf die  $+^{fr}$ -Gonen verteilen. Hierdurch wird ein Ausgleich der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit herbeigeführt, der die Unterschiede weitgehend zum Verschwinden bringen kann. Um zwischen beiden Möglichkeiten, multiple Allelie oder Polymerie, zu entscheiden und diese Annahmen zu bestätigen oder zu widerlegen, sind komplizierte Kreuzungsfolgen zur Untersuchung der Nachkommenschaft von Tripelbastarden notwendig, die viele Jahre in Anspruch nehmen würden und bisher nicht vorliegen.

Bei einer Entscheidung für multiple Allelie müßten auch für  $+^s$  und unter Umständen noch für eine ganze Reihe anderer Loci derartige Allelenreihen angenommen werden. Hierdurch wird aber die Wahrscheinlichkeit des Zutreffens dieser Deutung stark herabgesetzt, so daß für die Unterschiede zwischen den spaltenden *stringens*-Bastarden eine polymere Beeinflussung der Gonenkonkurrenz als die wahrscheinlichste Erklärung übrigbleibt, wenn die Wirkung ausschließlich vom Kern der konkurrierenden Gonen aus bestimmt wird. Die große Differenz zwischen den Bastarden der beiden *albicans*-Komplexe, in denen eine Rekombination nur in sehr beschränktem Umfang möglich ist, zeigt aber deutlich, daß hier der Haupteinfluß von *fr* und  $+^{fr}$  selber ausgehen muß und weitere Faktoren, die in den Pollenkernen enthalten sind, nur geringe Bedeutung haben können, so daß auch die Polymerie nicht in allen Fällen einen entscheidenden Einfluß haben kann. An den *albicans*-Bastarden wird besonders deutlich, daß hier noch andere Ursachen, die nicht in den Gonen selber lokalisiert sind, hinzukommen müssen, da sonst die großen Unterschiede im Verhalten der fast reinen *stringens*-Gonen in den beiden Kombinationen nicht zu erklären sind.

Bei allen diesen Erklärungsversuchen wurde immer von der Voraussetzung ausgegangen, daß die entscheidende Wirkung direkt von den Kernen der Gonen ausgeht, aber sowohl gegen die Annahme einer Polymerie wie besonders gegen die einer multiplen Allelie als der alleinigen Ursache für die Differenzen konnten starke Bedenken vorgebracht werden. Außer den genannten Möglichkeiten ist jedoch noch eine weitere in Betracht zu ziehen, die neben diesen und unabhängig davon bestehen kann und einen ganz anderen Teil des Konkurrenzmechanismus betrifft, nämlich Einflüsse von seiten der Mutterpflanze auf die sich entwickelnden Gonen. Eine hierauf aufbauende Deutung vermeidet die Schwierigkeiten, die sich bei einer Betrachtung allein von der haploiden Phase aus ergeben. Es kann von der genetischen Konstitution der Mutterpflanze abhängen, welche Wachstumsgeschwindigkeiten die einzelnen Pollensorten erreichen können. Dieser Einfluß wirkt so, daß in einem Fall, der hier durch die Kombination mit *flavens* vertreten ist, beide Pollensorten in der gleichen Weise ausgestattet werden und die Möglichkeit eines gleich schnellen Wachstums der Pollenschläuche damit gegeben ist, während in den anderen Fällen die Ausstattung der Gonen, die *fr*- bzw.  $+^{fr}$ -Allele

enthalten, mit Nährstoffen von der Mutterpflanze her so ungleichmäßig erfolgt, daß die eine Sorte in der Wachstumsgeschwindigkeit wesentlich hinter der anderen zurückbleibt. In neueren Untersuchungen an Gerste (GUSTAFSSON 1945) und an *Antirrhinum* (HARTE 1952) konnte nachgewiesen werden, daß tatsächlich ein Einfluß der Mutterpflanze auf das Verhalten der genetisch verschiedenen Pollenkörner festzustellen ist. Dort blieb es noch offen, ob eine Konkurrenz um die Nährstoffe in der Anthere vorliegt, bei der die verschiedenen Sorten ungleichmäßig versorgt werden, oder ob bei gleichmäßiger Versorgung die Pollenkörner mit verschiedenen Allelen sich in der Ausnutzung der vorhandenen Reservestoffe unterscheiden. Auch die Frage, ob es sich um Nährstoffe im engeren Sinn oder um Wirkstoffe nach Art von Fermenten handelt, blieb offen.

Bei *Oenothera* handelt es sich in allen Komplexkombinationen immer um gut entwickelte  $F_1$ -Pflanzen, bei denen Blüten aus dem unteren Teil der Infloreszenz für die Kreuzung verwendet wurden. Ein Nährstoffmangel in der Blütenregion setzt bei *Oenothera* erst viel später ein, wenn die unteren Blüten zur Samenbildung übergehen, und führt dann zur Einstellung der Knospenbildung und Beendigung der Blütezeit. Bei den verwendeten Blüten ist durch ihre Stellung an der Infloreszenz ein Ernährungsschaden daher sicher ausgeschlossen. Daß die Menge der Assimilate, die bei *Oenothera* im Pollen hauptsächlich als Stärke vorhanden sind, eine Rolle spielt, ist außerdem unwahrscheinlich, da von KAIENBURG (1950) nachgewiesen wurde, daß auch durch Wärmebehandlung stärkefrei gemachter Pollen noch normal befruchtungsfähig ist. Es bleibt also die Möglichkeit, daß die Ausstattung der jungen Pollenkörner auf der Mutterpflanze mit den Fermenten, die entweder für das gesamte Wachstum der Pollenschläuche oder für die Aufschließung des Leitgewebes notwendig sind, entscheidend ist. Entweder erhalten in einer Pflanze einer bestimmten Komplexkombination die  $fr$ - und  $+$  $^{fr}$ -Gonen verschiedene Anteile hiervon, oder die beiden sind in verschiedener Weise zur Aktivierung und Ausnutzung ihrer Fermente befähigt. In beiden Fällen ist für das Ausmaß der Konkurrenz das Maximum an Fermenten entscheidend, das eine Mutterpflanze der betreffenden Komplexkombination den jungen Pollen liefern kann. Die Unterschiede in der Pollenschlauchkonkurrenz zwischen den einzelnen Bastarden wären dann im Grunde genetische Differenzen in der Antherenentwicklung, die zu einer unterschiedlichen Ausstattung der Pollenkörner in Abhängigkeit von der Komplexkombination der Mutterpflanze führen. Daß die für die Pollenentwicklung wichtige Sekretion des Tapetums im wesentlichen genetisch bestimmt ist, wurde bereits mehrfach nachgewiesen (Literatur bei HARTE und BISSINGER 1952). Einer Deutung in diesem Sinne stehen also keine grundsätzlichen Schwierigkeiten entgegen.

Die Zusammenfassung der beiden theoretisch möglichen Erklärungen für das Vorkommen einer Gonenkonkurrenz in verschiedenem Ausmaß bei den einzelnen Komplexkombinationen von *Oenothera* ergibt also, daß es sich wahrscheinlich nicht um eine einheitliche Reaktion handelt, sondern daß sich hinter der Erscheinung der Gonenkonkurrenz ein sehr kompliziertes Geschehen verbirgt, bei dem im einzelnen Fall jeweils andere Kombinationen der genetischen Faktoren eingreifen.

Die entwicklungsphysiologische Reaktion der Beeinflussung des Pollenschlauchwachstums geht wahrscheinlich in der Weise vor sich, daß von der Mutterpflanze in Abhängigkeit von ihrer genetischen Konstitution bestimmt wird, in welcher

Menge die für das spätere Pollenschlauchwachstum notwendigen Fermente oder deren Vorstufen den jungen Pollenkörnern zur Verfügung gestellt werden. Hierbei findet entweder eine echte Gonenkonkurrenz zwischen den jungen Pollenzellen um diese Stoffe statt, in Abhängigkeit von den in ihren Kernen enthaltenen Allelen, oder die Ausstattung erfolgt gleichmäßig, aber in den verschiedenen Bastarden in unterschiedlicher Menge, und die Ausnutzung durch die Pollenkörner ist verschiedenartig.

Die wahrscheinlichste Deutung der Ergebnisse ist daher diese: Von der Mutterpflanze geht ein Einfluß auf die jungen Pollenkörner aus, der die Wachstumsgeschwindigkeit der aus ihnen entstehenden Pollenschläuche bestimmt. Dieser Einfluß wirkt sich auf die Körner mit den Allelen  $fr$  und  $+^{fr}$  bzw.  $s$  und  $+^s$  verschieden aus. Die Stärke dieses Einflusses hängt wesentlich von der genetischen Konstitution der Mutterpflanze ab, so daß sich für bestimmte Komplexkombinationen ein charakteristisches, bei gleichbleibender Bestäubungsdichte reproduzierbares Verhältnis der beiden Typen in der Nachkommenschaft ergibt. Die Unterschiede in der Reaktion von verschiedenen Pollenkörnern auf diese Einflüsse werden von den in ihren Kernen enthaltenen Allelen bestimmt, wobei ein Vorherrschen eines Gens, aber auch eine Kombinationswirkung vieler Gene als Polymerie des Merkmals möglich ist.

Auffallend ist, daß dieser Einfluß in genau gleicher Weise bei den Pollenschläuchen und den Embryosäcken festzustellen ist. Die verschiedenen Komplexe geben für beide Geschlechter die gleiche Reihenfolge mit den Extremen völliger Gleichheit der beiden Gonensorten mit  $fr$  und  $+^{fr}$  ( $s$  und  $+^s$ ) auf der einen und fast völliger Ausschaltung von  $fr$  (und  $s$ ) auf der anderen Seite. Während sich für die Verhältnisse in den Pollenschläuchen wenigstens die Richtung aufzeigen ließ, in der die Ursachen für die beobachteten Beziehungen gesucht werden können, muß es für die Embryosackkonkurrenz bei der Feststellung und einigen Analogieschlüssen bleiben. Die gleichartige Reaktion ist nicht völlig unverständlich bei Beachtung der Tatsache, daß es sich bei der Gonenkonkurrenz im Embryosack ebenso wie im Pollenschlauch um Wachstumsvorgänge handelt. Bei den konkurrierenden Gonen im Embryosack spielt die Vergrößerung und das Längenwachstum dieser Zellen eine besondere Rolle, wie aus der Darstellung von RENNER (1921) hervorgeht. Durch diese Parallele ist eine Vergleichsmöglichkeit gegeben, wenn es auch völlig unklar ist, wie die Beziehungen im einzelnen sind.

#### *Zusammenfassung.*

1. An Folgegenerationen einer Reihe verschiedener *Oenothera*-Bastarde wurden Untersuchungen über das crossing-over und die Gonenkonkurrenz in den Samenanlagen und zwischen den Pollenschläuchen durchgeführt.
2. Für das crossing-over ergab sich eine Bestätigung und Erweiterung der früheren Befunde über eine Abhängigkeit der Häufigkeit der Austauschvorgänge von der Komplexkombination, in der Heterozygotie für das betreffende Gen besteht.
3. Der Einfluß der Gene  $s$  und  $fr$  sowie größerer Chromosomenverbände auf die Gonenkonkurrenz wurde untersucht.
4. Das Ausmaß der Benachteiligung bestimmter Gonen hängt ab von der Komplexkombination des Bastards.



5. Der Grad der Benachteiligung von *fr* und *s* liegt für Pollenschlauch und Embryosack in einer gegebenen Kombination in der gleichen Größenordnung. Die sich ergebende Abstufungsreihe ist für beide Geschlechter dieselbe.

6. Die Gleichheit der Reaktion wird dadurch erklärt, daß es sich sowohl bei der Bildung des Pollenschlauches wie bei der Bildung des Embryosackes aus der Makrospore um Wachstumsvorgänge handelt, die von den gleichen genetischen und genphysiologischen Faktoren her beeinflußt werden können.

7. Die Konkurrenz zwischen den Pollensorten wird bestimmt durch den Allelenbestand ihres Zellkerns, der Unterschiede verursacht entweder in der Aufnahme von Fermenten auf der Mutterpflanze oder in ihrer Ausnutzung beim Wachstum des Pollenschlauches.

8. Die Unterschiede im Ausmaß der Konkurrenz bei verschiedenen Bastarden gehen wahrscheinlich auf genetisch bedingte Unterschiede in der Sekretion von Fermenten (oder deren Vorstufen) durch das Antherentapetum zurück.

9. Das dann tatsächlich feststellbare Ausmaß der Pollenschlauchkonkurrenz ist das Resultat eines komplizierten entwicklungsphysiologischen Zusammenspiels der genetischen Konstitution der Mutterpflanze und der auf ihr gebildeten Pollenkörner.

### Literatur.

CORRENS, C.: Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. dtsch. bot. Ges. **18**, 422 (1900). — EMERSON, ST.: Genetic and cytological studies on *Oenothera*. II. Certain crosses involving *Oe. rubricalyx* and *Oe. „franciscana sulfurea“*. Z. Vererbungslehre **49**, 381 (1931). — ERNST, H.: Zytogenetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus*. Z. Bot. **34**, 81 (1939). — GUSTAFSSON, A.: The effect of heterozygosity on variability and vigour. Hereditas (Lund) **31**, 263 (1945). — HARTE, C.: Meiosis and crossing-over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von *Oenothera*. Z. Bot. **38**, 65 (1942). — Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden *Oenothera*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 495 (1948). — Untersuchungen über die Nachkommenschaft von Heterozygoten der *graminifolia*-Koppelungsgruppe von *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungslehre **84**, 480 (1952). — HARTE, C., u. B. BISSINGER: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der durch die Faktoren *fr* und *ster* bedingten Pollensterilität bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **84**, 251 (1952). — HIORTH, G.: Zur Kenntnis der Homozygoteneliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **43**, 171 (1926). — HOFFMANN, W.: Untersuchungen über Kopplungen bei *Antirrhinum*. IX. Mitteilung. In einigen Artkreuzungen. Z. Vererbungslehre **83**, 165 (1949). — KAIENBURG, A. L.: Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen *Oenotheraceen*. Planta (Berl.) **38**, 377 (1950). — KÜHL, O.: Genaustausch bei *Antirrhinum*-Artbastarden. Z. Vererbungslehre **73**, 155 (1937). — LANGENDORFF, J.: Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von *Oenothera fallax*, *rubirigida* und *Hookeri-albata*. Bot. Archiv **29**, 474 (1930). — OEHLKERS, F.: Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. Jb. wiss. Bot. **65**, 411 (1926). — Meiosis and crossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **78**, 157 (1940). — OEHLKERS, F., u. C. HARTE: Über die Aufhebung des Gonen- und Zygotenausfalls bei *Oenothera*. Flora (Jena), N.F. **37**, 106 (1943). — RENNER, O.: Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Oenotheren*. Z. Bot. **13**, 609 (1921). — Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora, (Jena), N. F. **34**, 145 (1940). — Über das crossing-over bei *Oenothera*. Flora (Jena) N. F. **36**, 117 (1942). — RENNER, O., u. G. PREUSS-HERZOG: Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der *Oenotheren*. Flora (Jena), N. F. **36**, 215 (1943). — SCHWEMMLE, J.: Selektive Befruchtung als Erklärung unerwarteter Kreuzungsergebnisse. Biol. Zbl. **71** (1952).

Prof. Dr. CORNELIA HARTE, Institut für Entwicklungsphysiologie  
an der Universität Köln.

Aus dem Tropeninstitut Hamburg.

REZIPROK UNTERSCHIEDLICHE KREUZBARKEIT  
VON STECHMÜCKEN (*CULICIDAE*)  
UND IHRE DEUTUNG ALS PLASMATISCHE VERERBUNG\*.

Von

H. LAVEN.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Dezember 1952.)

Die klassische Definition der Vererbung als Übertragung einer Reaktionsnorm von den Eltern auf die Nachkommenschaft hat in dem vergangenen Halbjahrhundert seit der Wiederentdeckung der MENDELSchen Gesetze in der „Chromosomentheorie der Vererbung“ ihr stoffliches Fundament erhalten. Im Verlauf der Forschung wurde diese Theorie durch vielerlei Einzeltatsachen wie geschlechtsbestimmende Chromosomen, individuelle Unterscheidbarkeit der Chromosomen, freie Kombination der Gene, Genkoppelung und Genaustausch genetisch und cytologisch bewiesen, so daß sie heute eine der bestbegründeten Theorien der Naturwissenschaft ist. Die anfänglich noch einfachen Vorstellungen über Gene und ihre Wirkungen wurden durch die Entdeckungen des Positionseffektes, durch den Nachweis der Polymerie und Pleiotropie sowie der Modifikatoren und die jüngsten Ideen über Polygensysteme wesentlich kompliziert. Diese neueren Befunde haben aber die Vorstellung nur noch mehr bestärkt, daß die chromosomalen Gene die wesentlichsten, wenn nicht gar die alleinigen Träger der Vererbung seien. Besonders bei zoologisch orientierten Genetikern ist diese Vorstellung vom Primat der Gene durchaus vorherrschend, weniger bei den Genetikern, die mit botanischen Objekten arbeiten. Hier sind schon im ersten Jahrzehnt der modernen Vererbungsforschung Fälle nichtmendelnder Vererbung bekanntgeworden. Seitdem CORRENS (1909) und BAUR (1909) die ersten Beispiele für nichtmendelnde Vererbung bei Mosaikpflanzen beschrieben, ist dieser Vererbungstypus vielfach festgestellt und analysiert worden und hat seinen Niederschlag in der „Theorie“ der Plastidenvererbung gefunden, die besagt, daß bei Pflanzen neben chromosomalen Genen und teilweise oder völlig unabhängig davon die Plastiden Träger bestimmter erblicher Eigenschaften sind. Aber nicht nur in den Plastiden, die als morphologisch umschriebene Strukturen dem Zellplasma eingelagert sind, sondern auch im nicht in der gleichen Größenordnung strukturierten Plasma selbst wurde für Pflanzen ein selbständiges Vererbungssystem erkannt. So unterscheiden wir heute bei Pflanzen drei mehr oder weniger unabhängige Systeme von Erbträgern, das Genom mit den chromosomalen Genen, das Plastidom mit den Plastiden und das Plasmon mit den hypothetischen Plasmagenen.

Der zoologische Genetiker kann für seine Objekte die Plastidenvererbung übergehen. Wie aber steht es mit der plasmatischen Vererbung bei Tieren? Erst verhältnismäßig spät hat es sich gezeigt, daß dieses System auch bei den Tieren der verschiedensten systematischen Stellung von den Protozoen bis zu den höheren

\* Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Insekten existiert und wirksam ist. Die geringe Zahl der mehr oder weniger ausgearbeiteten Fälle plasmatischer Vererbung bei Tieren spiegelt die Schwierigkeiten wieder, die sich bei ihnen einer genaueren Analyse entgegenstellen. Plasmatisch bedingte Unterschiede sind am ehesten in Artkreuzungen zu erwarten. Frucht-bare Artbastarde sind bei Tieren aber selten, weil hier die chromosomale Geschlechtsbestimmung frühzeitig in die Bastardentwicklung selbst oder beim ausgebildeten Bastard in die Gonadenentwicklung eingreift und die Analyse verhindert.

Für plasmatisch bedingte Unterschiede zwischen Rassen oder Arten sprechen einige Beispiele reziprok unterschiedlicher Kreuzungsergebnisse. Bei *Lymantria* hat GOLDSCHMIDT (1924—1933) die plasmatische Bedingtheit und Konstanz der Unterschiede in der Raupenpigmentierung, der Entwicklungsgeschwindigkeit und der Geschlechtsdifferenzierung bestimmter geographischer Rassen bei der Bastardierung noch in der 2. Bastardgeneration nachweisen können. Bei *Habrobracon*-Stämmen fand KÜHN (1927) die Pigmentierung der Imagines teilweise durch Plasmaunterschiede bedingt, die sich bei Kreuzung durch drei Generationen erhielten. Genauer analysiert ist plasmatisch bedingte Vererbung für CO<sub>2</sub>-Sensibilität bei *Drosophila* (L'HÉRITIER 1948) und für die Killereigenschaft bei *Paramecium* (SONNEBORN 1947).

Zu diesen wenigen Beispielen, die sich wohl noch vermehren ließen, wenn die Fälle reziprok unterschiedlicher Kreuzbarkeit unter dem Blickwinkel der plasmatischen Vererbung betrachtet würden, fügt sich neuerdings ein weiteres an, dessen Analyse jedoch noch in den Anfängen steckt, das aber gegenüber den angeführten Beispielen auch wesentliche Unterschiede zeigt, die eine Deutung noch sehr erschweren.

TOUMANOFF (1937, 1938, 1939, 1950) und HOANG-TICH-TRY (1939) kreuzten in Indonesien zwei morphologisch unterschiedene Stechmückenarten, *Aedes aegypti* und *A. albopictus*, miteinander und erhielten in der einen der reziproken Richtungen fertile Nachkommen, in der anderen Richtung entwickelten sich die Eier jedoch nicht. DOWNS und BAKER (1949) wiederholten diese Versuche mit amerikanischen Laborzuchten der beiden genannten Mückenspezies und erhielten ebenfalls den klaren reziproken Unterschied, Kreuzbarkeit und volle Fertilität der Bastarde in der einen, Eier ohne Zeichen für Entwicklung in der anderen Richtung. Auffallenderweise waren die Verhältnisse bei dem amerikanischen Material umgekehrt wie bei dem indonesischen, eine Tatsache, die bisher keine Beachtung, erst recht keine Deutung gefunden hat. BONNET (1950), der mit den gleichen Arten von Hawai arbeitete, erhielt die gleichen Ergebnisse wie TOUMANOFF. WOODHILL (1949, 1950) kreuzte zwei Rassen, *Aedes s. scutellaris* und *A. s. katherinensis*, PERRY (1950) zwei Arten des *scutellaris*-Komplexes, *Aedes hebrideus* und *A. pernotatus*, und beide erhielten ebenfalls den absoluten Unterschied in den reziproken Kreuzungen. BONNET (1950), WOODHILL (1950) und PERRY (1950) machten auch die ersten Schritte zu einer Analyse der Phänomene durch Rückkreuzung der F<sub>1</sub>-Bastarde mit den Ausgangsarten bzw. -rassen. Im Anschluß an WOODHILLS Untersuchungen versuchte dann SMITH-WHITE (1950) als erster eine Deutung der Resultate.

Für eine andere Stechmückengattung, *Culex*, waren vergleichbare Befunde von MARSHALL (1938) erhoben und nur beiläufig mitgeteilt worden. Bei meinen



vor mehreren Jahren begonnenen Untersuchungen zur Biologie der Vertreter des *Culex pipiens*-Komplexes traten diese Phänomene ebenfalls klar hervor (LAVEN 1951). Nach Vorarbeiten über die Frage der Haltung, der Paarungsgewohnheiten und der Vererbung, worüber in gesonderten Veröffentlichungen berichtet werden soll, wurde ein über viele Generationen verlaufender Versuch zur ersten Analyse der zugrunde liegenden Verhältnisse unternommen.

### *Der Culex pipiens-Komplex.*

Die dieser Gruppe zugehörigen Stechmücken sind zweifellos die weitest verbreiteten und ubiquitärsten Vertreter der Familie der Culiciden. Vom 55.—60. Grad nördlicher Breite in Europa und Amerika bis zum 30. Grad südlicher Breite in Südamerika, bis zur Südspitze Afrikas und bis einschließlich Tasmanien zieht sich ihr Verbreitungsgebiet als breiter Gürtel um die Erde. Die Form der nördlich gemäßigten und subtropischen Gebiete ist *Culex pipiens* L., die gemeine Hausmücke. Nach Süden in den tropischen Gebieten schließt sich die zweite Form des Komplexes, *Culex fatigans* WIED. (= *quinquefasciatus* SAY) an. In den südlichen Vereinigten Staaten, in weiten Teilen Afrikas, im Irak und Persien sowie in China und Japan treffen beide zusammen. Für die Kontaktzone in Nordamerika ist bekannt, daß sich die beiden Formen im Freiland miteinander kreuzen (FARID 1949). Für die chinesisch-japanische Kontaktzone ist es zu vermuten. Von dort wurde nämlich eine intermediäre Form, *C. pipiens* var. *pallens* Coq., beschrieben. Über die Verhältnisse in Afrika sind wir zur Zeit noch sehr mangelhaft unterrichtet. Nach den Untersuchungen in Nordamerika hat es den Anschein, daß *pipiens* und *fatigans* nicht vollgültige Arten, sondern Rassen einer Art sind, die sich dort, wo sie rein vorkommen, durch geringfügige morphologische Merkmale unterscheiden (FARID 1949, ROZEBOOM 1951).

Von mehreren Plätzen des oben umschriebenen Gesamtverbreitungsgebietes liegen Angaben über subspezifisch oder spezifisch verschiedene Formen des Komplexes vor, so aus Afrika, Kalifornien und Australien. Doch bedürfen diese Vertreter noch einer genaueren Untersuchung. Bei der systematischen Durcharbeitung dieser Verwandtschaftsgruppe muß man sich vor Augen halten, daß diese Mücken durch ihre enge ökologische Bindung an den Menschen sehr leicht auch verschleppt werden können. Dadurch können mancherorts aus einer eingesessenen und einer eingeschleppten Form Bastardpopulationen entstehen, wie dies vermutlich in Argentinien und in Afrika der Fall und für Kalifornien sehr wahrscheinlich ist. Das ursprüngliche Bild der Verbreitung wird dadurch sehr kompliziert, und es dürfte ohne genaueste morphologisch-biologisch-genetische Untersuchungen kaum möglich sein, die wahren Verwandtschaftsverhältnisse der Formen zu erkennen.

Neben die beiden Hauptformen *C. pipiens* und *C. fatigans* ist noch eine dritte gestellt worden, *C. molestus* FORSKÅL (1775). Es kann in dieser Arbeit nicht auf die noch reichlich unsichere systematische Stellung dieser Form näher eingegangen werden. FORSKÅL (1775) beschrieb seinen *C. molestus* aus dem Deltagebiet des Nils und betont, daß diese Mücke nachts den Menschen durch ihr Stechen sehr lästig würde. MARSHALL und STALEY (1937) fanden in England ebenfalls einen *Culex*, der den Menschen anfällt, und sie führten für diesen den alten Namen von

FORSKÅL ein, ohne daß in Strenge bewiesen wurde, daß die ägyptische und die englische Form identisch sind. Darüber hinaus zeigte der englische, den Menschen anfallende *Culex* eine besondere Art der Fortpflanzung, nämlich Autogenie. Schon NEUMANN (1912) fand in der Nähe von Heidelberg *Culex*, die ohne Blutmahrung Eier abzulegen vermögen. Unabhängig voneinander entdeckten ROUBAUD (1929) und DE BOISSEZON (1929) in Frankreich und HUFF (1929) in Nordamerika dieses Vermögen erneut bei *Culex*. Seitdem ist es noch bei weiteren Stechmückenarten aus verschiedenen Gattungen festgestellt worden (MATTINGLY 1951). Schließlich glaubt man, die Form *molestus* noch durch eine dritte Eigenschaft charakterisieren zu können, nämlich durch ihre Stenogamie, d. h. ihr Vermögen, auf engem Raum sich paaren zu können. Demgegenüber soll *C. pipiens* durch seine Vorliebe für Vogelblut (Ornithophilie), seine Anautogenie und seine Eurygamie charakterisiert sein. Es ist jedoch festzustellen, daß die hier zur Diskussion stehenden Eigenschaften nicht generell miteinander gekoppelt sind. So sind neben ornithophilen, eurygamen, anautogenen (*pipiens* s. s.) und anthropophilen, stenogamen, autogenen Populationen (*molestus* s. s.) auch Vogelblut bevorzugende, stenogame, anautogene bekannt. Gelingt es somit nicht, die Formen nach biologischen Eigenschaften klar zu trennen, so sind in Anbetracht der geringen morphologischen Variabilität dieses Komplexes auch Strukturunterschiede keine verlässlichen Kennzeichen. Es ist deshalb bis zur genaueren morphologisch-genetisch-biologischen Analyse möglichst vieler Populationen dieses Komplexes, die zu einer festen Systematik führen soll, nur möglich durch Umschreibung die Formen zu charakterisieren. Infolgedessen kann von den Stämmen, mit denen die im folgenden zu schildernden Versuchsergebnisse erzielt wurden, auch vorerst nur gesagt werden, daß sie die drei Eigenschaften in der Verbindung Anthropophilie—Stenogamie—Autogenie besitzen.

#### Herkunft der Stämme.

Zu den Kreuzungsversuchen, die neben allgemeinen Beobachtungen die Aufhellung der systematischen Stellung der einzelnen Populationen zum Ziel hatten, wurden die folgenden Stämme benutzt:

1. H = *Hamburg*: Ausgegangen von Mücken, die in einem Kinderkrankenhaus dem Menschen lästig wurden; seit Mitte der dreißiger Jahre ununterbrochen in Zucht im Tropeninstitut.

2. I = *Immenrode*: Im Winter 1949/50 von überwinternden Mücken aus einem Keller in Immenrode, Kr. Goslar, gezüchtet.

3. B = *Bastardstamm*: Aus der Kreuzung anautogener Wintermücken vom eben genannten Ort mit solchen des Stammes H; nur autogene Nachkommen zur Weiterzucht verwandt.

4. M = *Mannheim*: Von Mücken aus einem Abwasserbecken in Mannheim, Herbst 1951.

5. O = *Oggelshausen*: Von Eiern, die durch Mücken abgelegt wurden, die in einem Schlafzimmer in Oggelshausen am Federsee gefangen wurden, Herbst 1950.

6. R = *Röhrnang*: Aus Gelegen, die im Juli 1952 in einer offenen Jauchensammlung bei dem Örtchen Röhrnang auf der Halbinsel zwischen Unter- und Überlinger See im Bodensee gesammelt wurden.

7. E = *Elberfeld*: Dieser Stamm geht auf Mücken aus der Umgebung von Elberfeld zurück, wurde 1936 nach England gebracht, wanderte dort durch verschiedene Laboratorien und wurde mir im Sommer 1952 von Mr. A. N. CLEMENTS (Cambridge) übermittelt.

8. L = *London*: Von Mücken aus der Londoner U-Bahn (SHUTE 1949) durch Vermittlung von Mr. P. F. MATTINGLY (London) und Mr. P. G. SHUTE (Epsom) erhalten.

9. A = *Antwerpen*: Aus vollgesogenen Mücken aus einem Schlafzimmer in Antwerpen, zur Verfügung gestellt durch Prof. M. WANSON (Antwerpen).

10. P = *Paris*: Aus der Umgebung der französischen Hauptstadt, durch Prof. E. ROUBAUD und M. S. GHELELOVITCH erhalten<sup>1</sup>.

Alle Stämme sind seit Beginn der Zucht rein autogen gezüchtet worden, sind hochgradig stenogam und saugen ohne weiteres an Menschen, sind aber ebenso leicht auch mit Vogelblut zu weiteren Eiablagen nach dem autogenen Gelege zu bringen.

Darüber hinaus konnten einige Versuche mit einem anautogenen, stenogamen Stamm aus *Kairo* gemacht werden, sollen aber, weil sie unvollständig geblieben sind, hier nicht mit einbezogen werden, da eine Wiederholung beabsichtigt ist. Ein ebenfalls autogener, stenogamer Stamm aus *Algier* konnte erst neuerdings in Zucht genommen werden, und die Kreuzungsversuche mit den übrigen Stämmen laufen zur Zeit noch. Über die Ergebnisse dieser Kreuzungen soll später im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Vererbung der Autogenie berichtet werden.

### *Methode der Kreuzungsversuche.*

Die genannten 10 Stämme wurden und werden noch mit Ausnahme des Stammes Antwerpen, der nur kurze Zeit gehalten wurde, in Massenzucht ständig autogen fortgepflanzt. Es wurde selbstverständlich auf absolute Reinheit der Stämme sorgfältig geachtet. Zweifellos wurde bei dieser Art der Zucht unbewußt auch Selektion getrieben. Welches Ausmaß und welche Richtung diese aber hat, läßt sich aus Mangel an erkennbaren Unterschieden nicht erfassen. Doch sei vorweg bemerkt, daß im Laufe von fast 3 Jahren die ältesten in Versuch genommenen Stämme in ihrem Kreuzungsverhalten keine Abweichungen gezeigt haben, vielmehr hat sich ihre Eigenart erhalten, wenn auch ab und zu einige morphologische Mutanten neu aufgetreten oder herausgespalten sind.

Die zum Versuch vorgesehenen Tiere wurden bereits als Puppen nach Männchen und Weibchen geschieden, was bei einiger Übung nach der Größe der Puppen fast bei jedem Individuum möglich ist. Die männlichen bzw. weiblichen Puppen wurden in getrennten Gruppen zu 5—10 oder auch einzeln schlüpfen gelassen. Innerhalb der ersten 24 Std wurden dann Männchen und Weibchen in der gewünschten Kombination zu 5 Paaren in einem mit Tüll überspannten Marmeladeglas (6 cm Durchmesser, 12 cm hoch) zusammengebracht. Kreuzungen von einem Männchen mit einem Weibchen in einem solchen Glas erwiesen sich manchmal als Versager, sei es, daß das Männchen aus physiologischer Schwäche versagte, sei es, daß eine gewisse, für die Kopula nötige Stimulation fehlte. Das Paarungsglas ist am Boden mit einer 1 cm hohen Wasserschicht bedeckt, auf welche die Weibchen nach Ablauf der für die Entwicklung benötigten Zeit, je nach Temperatur nach 6—10 Tagen, ihre autogenen Gelege absetzen können.

Die Gelege wurden einzeln aus den Paarungsgläsern entnommen, was durch den Zusammenhalt der Eier eines Weibchens meist ohne weiters möglich ist, und bis zum Schlüpfen aufgehoben. Geschlüpfte Gelege wurden ausgezählt, und zwar wurden gezählt: geschlüpfte Eier, embryonierte aber nicht geschlüpfte Eier und nicht embryonierte Eier. Je nach Temperatur schlüpfen die Gelege nach 48—96 Std. Das Schlüpfen erfolgt schlagartig im ganzen Gelege und ist nach rund 1 Std beendet. Dann noch nicht geschlüpfte Eier ergeben auch nach 4—5 tägigem weiteren Abwarten keine Larven mehr. Nicht schlüpfende Gelege wurden über den Schlüpftermin gleichalteriger Gelege hinaus noch mindestens 24, in der Regel

<sup>1</sup> Den genannten Herren möchte ich auch an dieser Stelle für ihre Unterstützung meinen Dank aussprechen.



aber 48 Std, länger stehen gelassen und dann erst ausgezählt, in diesem Falle nach embryonierten und nicht embryonierten Eiern.

Die Unterscheidung der beiden Klassen Ei mit Embryo bzw. Larve und Ei ohne Embryo war teilweise nicht ganz sicher durchzuführen. So sind in den Tabellen weiter unten die Zahlen für nicht embryonierte Eier wohl meistens zu hoch angegeben, nämlich weil sich Eier mit ganz jungen Embryonen nicht leicht erkennen lassen. Für das im folgenden zu besprechende Phänomen ist diese Unterscheidung aber auch nicht ausschlaggebend, und die gegebenen Zahlen sind nur angenähert richtige Werte. Es scheinen zwischen den einzelnen Stämmen Unterschiede in dem Ausbildungsgrad nicht schlüpfender Embryonen zu bestehen, doch reicht das bisherige Zahlenmaterial noch nicht aus, um dies einwandfrei belegen zu können.

*Die reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit europäischer Culex-Stämme.*

Von allen oben aufgezählten 10 Stämmen wurde in Fünferpaaren mindestens 25 Kreuzungen aller möglichen 90 Kombinationen durchgeführt. Das Ergebnis zeigt Abb. 1. Die Stämme H, B und I, alle aus Nordwestdeutschland, lassen sich fruchtbar in beiden reziproken Richtungen unbegrenzt miteinander kreuzen. Die Bastarde sind völlig normal, zeigen weder Andeutungen von Sterilität noch sind sie in der Vitalität gemindert, im Gegenteil sind Stammbastarde manchmal kräftiger, die Eizahl der Weibchen ist erhöht. Das gilt auch für die Fälle unbegrenzter Kreuzbarkeit, die im folgenden noch genannt, ohne daß dabei jeweils diese Einzelheiten erwähnt werden. Das soll durch die dicken, nach beiden Richtungen deutenden Pfeile dargestellt werden. In gleicher Weise lassen sich die aus Westeuropa herkommenden Stämme L, A, P und E miteinander kreuzen. Auf die Feststellung, daß der westdeutsche Stamm E zur westeuropäischen und nicht zur nordwestdeutschen Gruppe gehört, möchte ich keine allzu große Betonung legen, weil nach seiner Wanderung durch verschiedene Laboratorien seine Reinheit angezweifelt werden könnte<sup>1</sup>.

Die bisher genannten beiden Gruppen aus Nordwestdeutschland und Westeuropa sind zwar miteinander zur Kopula zu bringen, sie sind aber durch Bastardsterblichkeit voneinander isoliert. Es erscheint voreilig, das Fehlen des Genflusses zwischen diesen Populationsgruppen dahingehend zu deuten, daß es sich um zwei bereits völlig isolierte *Arten* handelt. Immerhin sind noch die zwischen den beiden Gruppen beheimateten Populationen in Betracht zu ziehen, die einen gestuften oder allmählichen Übergang ermöglichen könnten, so daß man die beiden bisher erfaßten Stammgruppen als Endglieder einer Rassenkette betrachten müßte, die bereits soweit differenziert sind, daß sie keine lebensfähige Nachkommenschaft mehr zu erzeugen vermögen. Diese Deutung wird jedoch sehr unsicher, wenn man die weiteren Ergebnisse betrachtet.

Die in Süddeutschland beheimateten Stämme O und R sind untereinander wiederum unbegrenzt kreuzbar. Der Stamm M konnte wegen Zuchtschwierigkeiten bisher nur mit O und mit allen gruppenfremden, jedoch noch nicht mit dem Stamm R geprüft werden. In Kombinationen mit allen übrigen Stämmen

<sup>1</sup> *Anmerkung bei der Korrektur.* Inzwischen konnte ein neuer Stamm D vom westlichen Niederrhein (Reg.-Bez. Aachen) geprüft werden. Er erwies sich als ebenfalls zur westeuropäischen Gruppe gehörig.

führen die Kreuzungen, in denen die süddeutschen Stämme die Väter und die nordwestdeutschen und westeuropäischen die Mütter stellen, zu völlig normalen, d. h. normalgeschlechtlichen und normal fruchtbaren Bastarden. Die reziproken Kombinationen sind demgegenüber mit bezeichnenden Ausnahmen fast vollständig kreuzungssteril, d. h. es schlüpfen keine Larven. Dieses unerwartete Ergebnis, das in den in der Einleitung erwähnten Arbeiten mit anderen Stechmücken seine Parallele findet, regte zu einer Analyse des Phänomens an.

Der Vollständigkeit halber seien hier noch die älteren Angaben über abnorme Kreuzungsergebnisse von MARSHALL und STALEY (1937) erwähnt. Sie arbeiteten mit drei verschiedenen englischen Stämmen (Hull, London, Hayling Island) und

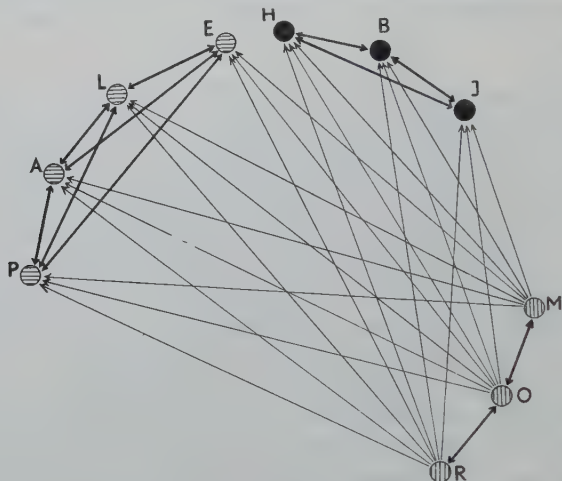


Abb. 1. Schema der Stammkreuzungen. Dicke Linien mit Pfeilen nach beiden Richtungen bedeuten Kreuzbarkeit der Stämme in den beiden reziproken Richtungen. Dünne Linien mit Pfeil nach einer Seite: Kreuzbarkeit nur in einer Richtung; der Pfeil zeigt auf den Stamm, der die Weibchen stellt. *H* Hamburg, *B* Bastardstamm, *I* Immenrode, *J* Mannheim, *O* Oggelshausen, *R* Röhnang, *E* Elberfeld, *L* London, *A* Antwerpen, *P* Paris, Herkunftsorte der Stämme.

einem Stamm aus Paris. Sie fanden Kreuzbarkeit zwischen Hull und Paris in beiden Richtungen, nicht kreuzen ließen sich Hull mit London, Paris nicht mit London. Ihr Stamm Hayling Island hatte dieselbe Fähigkeit wie meine süddeutschen Stämme, d. h. ♂♂ dieses Stammes ergaben mit ♀♀ ihrer anderen Stämme Nachkommenschaft, die reziproken Kreuzungen dagegen nicht. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß nach diesen Angaben keine Bastarde zwischen Paris und London erzielt wurden, während diese Kreuzung nach einer späteren Angabe (MARSHALL 1938) doch in beiden Richtungen fertil war. Ob diese sich widersprechenden Angaben für die gleichen oder für verschiedene Stämme Paris und London gelten sollen, ist nicht mehr nachzuweisen.

Neuerdings hat SIMONETTI (1952) das Phänomen reziprok unterschiedlicher Kreuzbarkeit auch zwischen *Culex „molestus“* von Rom und *Culex „pipiens“* aus der Provinz Pisa festgestellt. Dieser Befund läßt die älteren, sich zum Teil widersprechenden Kreuzungsergebnisse zwischen *C. „pipiens“* und *C. „molestus“* (ROUBAUD 1933, VINCENT 1933, WEYER 1935, DE BUCK 1936, TATE und VINCENT 1936, ROUBAUD 1941) in einem neuen Licht erscheinen. Auch die Befunde der Kreuzungen zwischen *C. „pipiens“* und *C. fatigans* einerseits (WEYER 1936, FARID

1949) und zwischen *C. „molestus“* und *C. fatigans* andererseits (WEYER 1936, ROUBAUD 1941) sind nicht alle auf einen Nenner zu bringen, weil vermutlich mit den jeweils benutzten Stämmen die Kreuzbarkeit wechselte. Hier kommt jedoch noch ein anderes Moment hinzu. Zum Teil führten diese Versuche auch überhaupt nicht zur Begattung, weil eurygame Stämme in der Kreuzung der einen oder anderen Richtung benutzt wurden.

*Deutung des Phänomens der reziprok unterschiedlichen Kreuzbarkeit.*

Zumächst sind einige Möglichkeiten, die diese Ergebnisse verursacht haben könnten, auszuschließen. Man könnte zuerst an *sexuelle Isolation* in der einen, Fehlen derselben in der anderen Richtung denken. Nach meinen bisherigen Daten, die nach weiterer Vervollständigung an anderer Stelle veröffentlicht werden sollen, besteht weder innerhalb der Stammgruppen noch zwischen den Gruppen eine im Experiment nachweisbare sexuelle Isolation. Wo sich bei den Versuchen gelegentlich unbefruchtete Gelege ergaben, war dies durch Zuchtbedingungen oder durch die verminderte Vitalität bestimmter Linien verursacht. So waren beispielsweise manchmal bei den Imagines aus dem Gelege eines Weibchens die Männchen schwache Begatter, die Weibchen dann dementsprechend schlechte Eiablegerinnen (verminderte Eizahl im Gelege bzw. herabgesetzter Prozentsatz der Autogenie). Ob die im Experiment fehlende sexuelle Isolation auch im Freiland nicht vorhanden ist, muß dahingestellt bleiben, da entsprechende Beobachtungen noch nirgends gemacht wurden. Man könnte die bereits erwähnten Bastardzonen zwischen *C. pipiens* und *C. fatigans* in USA. mit intermediären Bastarden in dem Sinne fehlender sexueller Isolation deuten. Daß unter Freilandverhältnissen statt dieser eine *ökologische Isolation* wirksam sein könnte, ist kaum anzunehmen, da alle *Culex*-Formen eine weite ökologische Valenz in ihren Brutplatzansprüchen besitzen und *C. „pipiens“* und *C. „molestus“* aus ein und demselben Brutplatz erzogen wurden (Röhrnang am Bodensee). Weitere in Aussicht genommene Untersuchungen in dem noch unausgefüllten Zwischengebiet zwischen der süddeutschen und nordwestdeutschen Stammgruppe werden zu diesen Fragen Antwort geben können, zugleich auch darüber, ob zwischen den in ihrem Kreuzungsverhalten sich unterscheidenden Gruppen vermittelnde Zwischenstufen existieren.

Neben dem Fehlen der sexuellen Isolation gibt es auch *keinerlei Störungen bis zur Befruchtung* bei den Intergruppenkreuzungen. Gruppenfremdes Sperma ist ebenso lange (bis zu 6 Wochen und vermutlich länger) in den Receptacula seminis lebensfähig wie gruppeneigenes. Diese letzte Angabe wie auch alle folgenden, soweit nicht anders angegeben, beziehen sich in erster Linie auf die Stämme H und O bzw. deren Kreuzung ♀ H × ♂ O und ♀ O × ♂ H, weil mit diesen vorwiegend gearbeitet wurde. Der Befund, den PATTERSON (1946) bei bestimmten *Drosophila*-Artkreuzungen erhob, daß artfremdes Sperma in den weiblichen Geschlechtsorganen verklumpt und abstirbt, ist hier ausgeschlossen.

Gruppenfremdes Sperma führt zu einer je nach den Stämmen wechselnden Anzahl befruchteter Eier. Hier muß jedoch der oben gemachte Vorbehalt über die bedingte Verlässlichkeit der Auszählung unbefruchteter (nicht embryonierter) und befruchteter Eier beachtet werden. Exakte Daten wären nur durch zeitraubende histologische Untersuchungen vieler Gelege zu gewinnen.



Es findet eine *echte Befruchtung* statt, auch in den gruppenfremden Kreuzungen. DOWNS und BAKER (1949) und nach ihnen PERRY (1950) glaubten bei ihren im Prinzip gleichen *Aedes*-Kreuzungen als Deutung Parthenogenese annehmen zu müssen. Daß bei den *Culex*-Kreuzungen *keine Parthenogenese* und kein Entwicklungsanstoß irgendwelcher Art durch das gruppenfremde Sperma zustande kommt, schließe ich aus folgenden Tatsachen:

1. Ohne ♂♂ gehaltene ♀♀ legen, wenn überhaupt, immer nur Eier ab, die keine Andeutung einer Entwicklung zeigen.

2. Parthenogenetisch sich entwickelnde Eier müßten nur ♀♀ ergeben, weil nach GILCHRIST und HALDANE (1947) das ♀♀ das homogenetische Geschlecht ist. Bei allen Kreuzungen und auch bei den unten noch ausführlich zu behandelnden „Ausnahmetieren“ aus sonst nicht gängigen Kreuzungen traten sowohl ♀♀ wie ♂♂ auf. Theoretisch muß das Geschlechtsverhältnis 1:1 sein, doch zeigten sich auch in Kreuzungen in den Stämmen selbst nicht selten Abweichungen zugunsten der Männchen, was am einfachsten durch Letalfaktoren zu erklären ist. Doch fehlen hier noch genauere Untersuchungen.

3. Durch das Spermagenom in eine Kreuzung eingebrachte Mutationen treten bei der Nachkommenschaft von Gruppenkreuzungen und auch bei den „Ausnahmetieren“ nach dem gleichen Vererbungsschema wieder auf wie bei den Kreuzungen im Stamm selbst. Der Geschlechtssfaktor selbst ist schon ein solches Indikatorgen. Außerdem wurde mit einer grünen und orangegelben Mutante des Fettkörpers (in einem anderen Chromosom gelegen als das mit dem Geschlechtssfaktor) gearbeitet. Diese Tatsachen schließen Parthenogenese und eine irgendwie geartete Spermakern- oder Spermachromosomen-Elimination aus.

Die *embryonale Entwicklung* erfolgt bei der gängigen Intergruppenkreuzung ♀ H × ♂ O ebenso *normal* wie bei der Kreuzung innerhalb der Stämme H bzw. O. Die Bastardlarven HO schlüpfen in der normalen Zeit und entwickeln sich weiter in gleicher Weise wie H- und O-Larven. Ausfälle während der *Larvenentwicklung*, der Puppenperiode und beim Schlüpfen der Imagines sind in Reim- und gängigen Bastardzuchten gleich. Bei sorgfältiger Zucht erhält man 95—100% normale Imagines aus den geschlüpften Larven. Das Geschlechtsverhältnis ist meist angenähert 1:1, von bereits erwähnten Ausnahmen abgesehen. Die *Bastardimagines* (HO), ♀♀ wie ♂♂, sind *alle voll fertil*, wie aus Einzelpaarungen klar hervorging. Es treten also keine vollen oder abgestuften Sterilitätserscheinungen auf, wie häufig bei Artkreuzungen. Abgesehen davon, daß es sich bei den *Culex*-Kreuzungen keineswegs um Artkreuzungen zu handeln braucht, spielt hier wahrscheinlich auch die Art der Geschlechtsbestimmung eine Rolle. *Culex* besitzt nach älteren und jüngsten cytologischen Untersuchungen (STEVENS 1910, 1911; TAYLOR 1914, 1917; WHITING 1917, HANCE 1917, SUTTON 1942) keine differenzierten Geschlechtschromosomen. Nach GILCHRIST und HALDANE (1947) wird das Geschlecht durch ein in einem der drei Chromosomenpaare gelegenes Allelenpaar M und m bestimmt. Das ♂ ist heterozygot M/m, das ♀ homozygot m/m.

Die Intergruppenkreuzung ♀ H × ♂ O weicht also nach dem bisher Gesagten in keinem Punkt vom Normalen ab. Nirgends bietet sich ein Anhalt, der auf Unverträglichkeit des von Stamm H kommenden Eigenoms und Eiplasmas mit dem vom Stamm O kommenden Spermagenom hindeutet.

Die reziproke Kreuzung ♀ O  $\times$  ♂ H ist demgegenüber dadurch gekennzeichnet, daß die Entwicklung irgendwo während des Embryonallebens abbricht, von seltenen Ausnahmen abgesehen, die weiter unten genauer besprochen werden. Von 1163 Eiern der Kreuzung ♀ O  $\times$  ♂ H zeigten 33,71% keine Ausbildung des Augenflecks, bei 66,29% war der Augenfleck mehr oder weniger deutlich zu erkennen, manchmal jedoch offenbar mißgestaltet, z. B. strichartig in die Länge gezogen, in einzelne kleine Fleckchen aufgelöst oder nicht an der normalen Stelle. Die Scheidung in Eier ohne und mit Augenfleck läßt erkennen, daß wenigstens bei  $\frac{1}{3}$  der Eier die Entwicklung schon vor der Herausbildung des Augenflecks zum Stillstand gekommen ist. Die unterschiedliche Ausbildung der Augen deutet an, daß auch während ihrer Entwicklung der Abbruch erfolgen kann. Selten sieht man vollständig ausgebildete und in der Eihülle sich bewegende Larven, die aber nicht schlüpfen und absterben, wenn man sie herauspräpariert. Noch seltener schlüpfen einzelne Larven (0,05–0,6%) und mehr als  $\frac{1}{3}$  von diesen gehen als Larven verschiedener Stadien zugrunde. Die seltenen überlebenden „Ausnahmetiere“, ♂♂ sowohl wie ♀♀, sind, wenn nicht auch noch geschwächt, sexuell normal, lassen sich kreuzen und ergeben Nachkommenschaft, ermöglichen also eine Analyse des Phänomens. Bezeichnend ist jedenfalls, daß sich für die Mißbildung oder das Absterben keine scharfe Grenze ziehen läßt, wenn auch die spätere Embryonalzeit bis zum Schlüpfen offenbar eine kritische Periode darstellt, die aber nach rückwärts verkürzt und nach vorwärts bis zur fortpflanzungsfähigen Imago verlaufen kann. Diese Befunde lassen sich deshalb weder mit den letalen Artbastarden bei Urodelen und Anuren (vgl. BALTZER 1940) noch mit den durch Stückverlust am X-Chromosom bei *Drosophila melanogaster* hervorgerufenen Störungen der Embryonalentwicklung (POULSON 1940) vergleichen.

Die häufigste Ursache für das Absterben der Bastarde bei inter- und intra-spezifischer Kreuzung ist im Wirksamwerden komplementärer Letalgene zu suchen (DOBZHANSKY 1941, zitiert nach MOORE 1946). Diese Deutung versagt aber im vorliegenden Falle von vornherein. Der lebensfähige, normal ausgestaltete und normal sich verhaltende Bastard HO ist in seinem Genom identisch mit dem auf verschiedenen Stufen der Entwicklung absterbenden Bastard OH. Der einzige offenkundige Unterschied zwischen den beiden reziproken Bastarden ist der, daß ein zur Hälfte aus O-Chromosomen und zur Hälfte aus H-Chromosomen bestehendes Genom einmal in einem O-Plasma, das andere Mal in einem H-Plasma wirken und den Organismus gestalten muß. In dem einen Falle kann das Genom sich voll und normal und bis in Einzeleigenschaften hinein, herkommend von mütterlicher wie väterlicher Seite, entfalten, im anderen Falle treten letale Störungen auf verschiedenen Stadien ein.

Dieses Resultat läßt zwei Deutungen zu. Entweder ist das Plasma von H und das von O in der Weise *präterminiert*, daß im Falle des H-Plasmas die Entfaltung auch eines gemischten Genoms möglich ist, im Falle des O-Plasmas aber nicht, oder aber eines der Plasmen ist *per se* von dem anderen verschieden.

Wenn diesen Kreuzungsergebnissen eine unvorstellbar komplizierte *Prä-determination* auf ein ganz spezielles Genom hin zugrunde läge, müßte durch fortgesetzte Einkreuzung des fremden Genoms in das Ei-plasma ein Status erreicht werden, auf dem die Prä-determination je nach dem Umfang der genischen Induktion schrittweise oder unmittelbar aufgehoben wird. Die Prüfung dieser

Möglichkeit ist vorhanden, da sich ein O-Genom fortlaufend in ein H-Plasma einkreuzen läßt. Dieses Experiment wurde nach dem Schema Abb. 2 bis jetzt bis zur 11. Generation durchgeführt<sup>1</sup>. Die resultierenden Bastarde, theoretisch in zunehmendem Maße mit dem O-Genom ausgestattet, wurden sowohl mit ♀ O wie mit ♂ H zur Prüfung ihrer Kreuzungsfähigkeit in der für die Stammkreuzungen beschriebenen Methode verpaart und das Ergebnis an den Eiern ausgezählt (Schemata Abb. 3 und 4). Wenn es bei fortschreitender Einlagerung des O-Genoms zu einer Umstimmung der Eier in Richtung auf die Eigenschaften des O-Eies hin käme, dann müßte die Kreuzung der Bastard-♂♂ der BF<sub>1</sub>, BF<sub>2</sub>, BF<sub>3</sub> usw. mit O ♀♀ in zunehmendem Maße fertil werden, die Kreuzung der Bastard-♀♀ mit H ♂♂ umgekehrt immer mehr zu absterbenden Embryonen führen.

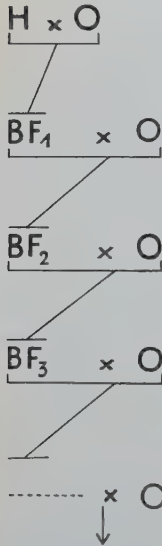


Tabelle 1. Prozentsätze geschlüpfter Larven (+%), embryonierter Eier [(+)%] und nicht embryonierter Eier (—%) bei fortgesetzter Einkreuzung des Genoms O (Grundkreuzung).

	+ %	(+) %	— %	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>
H × O	87,31	2,29	10,40	2272	43
BF <sub>1</sub> × O	83,81	3,81	12,38	3639	42
BF <sub>2</sub> × O	87,00	3,78	9,22	6319	72
BF <sub>3</sub> × O	81,60	2,41	15,99	6839	64
BF <sub>4</sub> × O	70,27	4,94	24,79	3011	29
BF <sub>5</sub> × O	80,69	9,80	9,51	5414	59
BF <sub>6</sub> × O	60,13	15,60	24,27	449	6
BF <sub>7</sub> × O	95,83	0,69	3,48	288	5
BF <sub>8</sub> × O	92,41	3,08	4,51	2043	32
BF <sub>9</sub> × O	90,81	2,53	6,66	5322	95
BF <sub>10</sub> × O	91,04	2,02	6,94	4644	58
BF <sub>11</sub> × O	83,36	4,05	12,59	1431	15

Abb. 2. Schema der fortlaufenden Einkreuzung des Genoms O in das Plasma H.

Die Ergebnisse der Grundkreuzung und der beiden beschriebenen Testkreuzungen zeigen die Tabellen 1—3, in denen in den ersten drei Spalten die Prozentsätze für geschlüpfte Larven [+ %], für embryonierte Eier [(+)%] und nicht embryonierte Eier [—%] angegeben sind. Die nächste Spalte [n<sub>1</sub>] gibt die Gesamtzahl untersuchter Eier und die letzte [n<sub>2</sub>] die Anzahl der Gelege an. Aus technischen Gründen war es nicht möglich, alle Generationen gleich umfangreich durchzuprüfen, daher die kleineren Zahlen in der 6. und 7. Generation für die Grundkreuzung und das Fehlen der Daten für weitere Generationen in den Testkreuzungen.

Vergleicht man die Zahlen der drei verschiedenen Kreuzungen miteinander, so ist zwar ein zeitweise nicht unerhebliches Schwanken der Prozentsätze festzustellen [bis zu 28% für (+) in Tabelle 2], eine auf Umstimmung hindeutende Tendenz zum Steigen bzw. Fallen der Werte findet man aber nicht. So müßten die +-Werte in Tabelle 2 allmählich oder von einer bestimmten Generation an

<sup>1</sup> Anmerkung bei der Korrektur (März 1953). Inzwischen ist der Versuch bis zur 14. Generation fortgesetzt worden, ohne daß sich gegenüber den mitgeteilten Zahlen prinzipielle Änderungen ergeben haben.



stärker steigen, in Tabelle 3 entsprechend fallen. Diese Zahlen bieten jedenfalls keine Möglichkeit, das Phänomen als Prädetermination zu deuten.

An dieser Stelle sind einige gewichtige Einwände möglich. Die bisher durch 11 aufeinanderfolgende Generationen fortgesetzte Einkreuzung des O-Genoms könnte nicht ausreichend sein, das ursprünglich vorhandene H-Genom vollständig

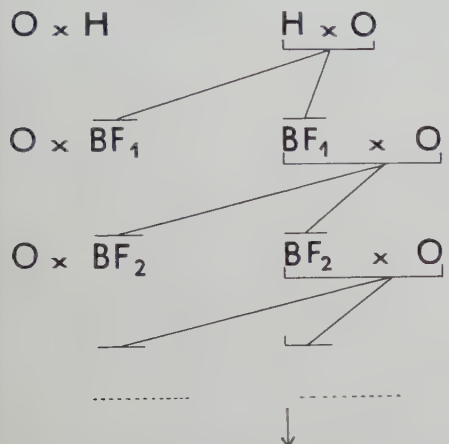


Abb. 3. Schema der fortlaufenden Rückkreuzung der Bastardmännchen mit ♀♀ O.

Tabelle 2. Prozentsätze geschlüpfter Larven (+ %), embryonierter [(+) %] und nicht embryonierter Eiern (— %) in den Kreuzungen der Bastard-♂ aus der Grundkreuzung mit ♂ O.

	+ %	(+) %	— %	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>
O × H	0,17	66,29	33,71	1163	22
O × BF <sub>1</sub>	0,58	70,29	29,71	3233	41
O × BF <sub>2</sub>	0,10	78,08	21,82	2834	61
O × BF <sub>3</sub>	0,22	74,16	25,62	3116	66
O × BF <sub>4</sub>	0,19	49,16	50,65	2010	30
O × BF <sub>5</sub>	0,05	61,35	38,60	1878	21
O × BF <sub>6</sub>	0,00	76,02	23,98	997	15
O × BF <sub>7</sub>	—	—	—	—	—
O × BF <sub>8</sub>	0,29	69,49	30,31	475	15
O × BF <sub>9</sub>	0,42	76,70	22,88	3296	53
O × BF <sub>10</sub>	0,30	59,76	39,94	3634	60
O × BF <sub>11</sub>	0,37	71,77	27,86	2115	40

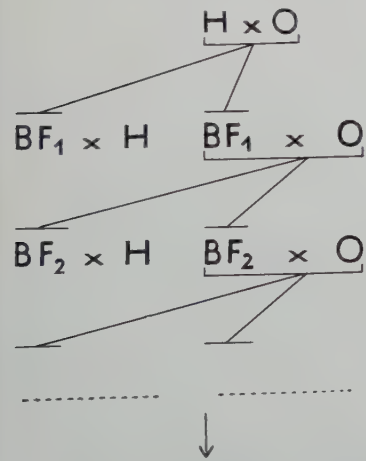


Abb. 4. Schema der fortlaufenden Rückkreuzung der Bastardweibchen mit ♂♂ H.

Tabelle 3. Prozentsätze geschlüpfter Larven (+ %), embryonierter [(+) %] und nicht embryonierter Eier (— %) in den Kreuzungen der Bastard-♀ aus der Grundkreuzung mit ♂ H.

	+ %	(+) %	— %	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>
H × H	86,55	4,56	8,89	16420	297
BF <sub>1</sub> × H	90,29	2,23	7,48	1700	17
BF <sub>2</sub> × H	92,78	0,47	6,75	12965	165
BF <sub>3</sub> × H	96,85	0,47	2,68	8247	82
BF <sub>4</sub> × H	98,49	0,63	1,88	2848	36
BF <sub>5</sub> × H	97,13	1,15	1,72	3721	45
BF <sub>6</sub> × H	—	—	—	—	—
BF <sub>7</sub> × H	—	—	—	—	—
BF <sub>8</sub> × H	—	—	—	—	—
BF <sub>9</sub> × H	—	—	—	—	—
BF <sub>10</sub> × H	96,53	1,13	2,34	3080	38
BF <sub>11</sub> × H	97,38	1,13	1,49	268	3

zu verdrängen. Wie schon angedeutet, könnte der Umschlag von einem für H spezifischen Kreuzungsverhalten zu dem für O spezifischen unter Umständen erst dann erfolgen, wenn O vollständig rein vertreten ist. Selbstverständlich wird der Versuch noch weiter fortgesetzt. Jedoch ohne Maßstab für die Reinheit des Genoms sind exakte Aussagen nicht möglich. Dieser Maßstab wäre zu gewinnen durch eine Reihe von Markiergenen auf jedem der drei Chromosomenpaare, die in die Kreuzung eingeführt und bei den Bastarden wiedergefunden werden können. Ein solches Markieren ist in dem Allelenpaar für das Geschlecht gegeben. Wie

schon oben bemerkt, tritt keine absolute Elimination zugunsten des einen oder anderen Alleles ein, weil beide Geschlechter auch bei den Bastarden auftreten. Ein zweites Merkmalspaar, Fettkörperfärbung, geht ebenfalls nicht verloren.

Voraussetzung für die exakte Bestimmung der Genomreinheit ist zweifellos die Kenntnis über Auftreten von Chiasmata und Faktorenaustausch. Nachgewiesen sind Chiasmata beim ♂ von *Culex*. Ob sie auch beim ♀ vorkommen, ist noch nicht gesichert, darf aber vermutet werden. So schließt KITZMILLER (brieflich) nach noch nicht veröffentlichten Versuchen über den Erbgang von Eigenschaften in Kreuzungen zwischen amerikanischen *C. pipiens* und *C. fatigans* auf Faktorenaustausch in beiden Geschlechtern.

Meine Bemühungen, die hier aufgetretenen Probleme auf einem anderen Wege, nämlich mit Hilfe der Riesenchromosomen zu lösen, haben bisher nicht zu einem Erfolg geführt, und diese Möglichkeit erscheint auch nicht ermutigend, wenn nicht durch neue Methoden ein besseres Bild der Chromosomen zu erzielen ist. Im Gegensatz zu dem von FRIZZI (1947, 1951) für *Anopheles* gezeigten Bildern der Riesenchromosomen sind diese bei *Culex* offenbar wesentlich schlechter ausgebildet. In den Kernen der Speicheldrüse wie des Mitteldarmepithels sind Chromosomen vom polytären Typ ohne weiteres zur Darstellung zu bringen. Diese Chromosomen sind aber im Gegensatz zu *Drosophila*, *Chironomus* und auch *Anopheles* ungewöhnlich in die Länge gestreckt und sehr dünn. Dementsprechend zerreißen sie oder verknäueln sich leicht. Zwar gelingt es, einzelne Abschnitte an charakteristischen Bildungen zu erkennen und auch in verschiedenen Kernen wiederzufinden, eine zusammenhängende Karte eines oder gar aller drei Chromosomen ließ sich jedoch trotz größter Anstrengungen nicht erreichen. Die Untersuchung der Riesenchromosomen der F<sub>1</sub>-Bastarde lieferte keine Anhaltspunkte für Inversionen oder andere Paarungslücken. So muß die Hoffnung, auf cytologischem Wege dem Problem näher zu kommen, vorerst aufgegeben werden.

Ein weiterer Einwand gegen die Kreuzungsversuche könnte noch gemacht werden, nämlich der, daß unbewußt zugunsten des ursprünglichen Genoms bei den Bastarden ausgelesen wurde. Dem ist aber entgegenzuhalten, daß, soweit dies technisch durchführbar war, alle aus einem Gelege hervorgehenden Imagines, insbesondere in der ersten Bastardgeneration, in die Testkreuzungen eingesetzt wurden. Die ♂♂ wurden zum Teil in beiden möglichen Richtungen, nämlich mit O- und mit H-Weibchen getestet. Bei ♀♀ war selbstverständlich nur eine Testkreuzung möglich. Außerdem scheinen sie, einmal ausreichend begattet, eine weitere Kopula abzulehnen, so daß Doppelbegattung mit verschiedenen ♂♂ nicht möglich war.

Die im Vorstehenden gemachten Einwände gegen die Methode und für die Unmöglichkeit einer exakten Interpretation werden zum großen Teil durch die Prüfung der „Ausnahmetiere“ wettgemacht, woraus sich auch der Schlüssel für das Verständnis des Phänomens der reziprok unterschiedlichen Kreuzbarkeit ergibt.

#### *Die „Ausnahmetiere“ und ihre mutmaßliche Entstehung.*

Als „Ausnahmetiere“ bezeichne ich die wenigen aus sonst nicht schlüpfenden Gelegen der Kreuzung ♀ O × ♂ H und folgender Generationen hervorgehende Larven bzw. Imagines. Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, treten sie in einem Prozentsatz von 0,05—0,58% auf. Diese Zahlen gelten nur für die Versuchsreihe mit den

Stämmen O und H. Für andere Stammkreuzungen liegen, soweit die Daten bis jetzt reichen, die Verhältnisse zahlenmäßig zum Teil anders, worauf aber hier nicht eingegangen werden soll. Möglicherweise hängt der Erfolg außerdem von Außenbedingungen (Temperatur) ab.

Bisher wurden rund 100 solcher Ausnahmetiere beobachtet, von denen aber ungefähr die Hälfte vorwiegend im ersten, weniger oft in späteren Larvenstadien abstarb. Die übrigen kamen zur Verpuppung und ergaben Imagines, sowohl ♂♂ als ♀♀ im Verhältnis 1:3. Weshalb hier das Geschlechtsverhältnis zugunsten der ♀♀ verschoben ist, ist unbekannt. Es verdient aber betont zu werden, daß beide Geschlechter bei den Ausnahmetieren vertreten sind, daß also keine absolute Elimination des M-Faktors stattgefunden hat.

Die Imagines erwiesen sich alle, soweit sie nicht offenkundig geschwächt oder irgendwie verbildet waren, als geschlechtlich voll aktiv. Die Männchen begatteten erfolgreich zugegebene ♀♀, die Weibchen legten Eier ab. Die Ausnahmetiere wurden vorwiegend mit ♂♂ bzw. ♀♀ der reinen Stämme gekreuzt. Da alle diese Kreuzungen, ohne Rücksicht auf die Generation, aus der die Ausnahmetiere stammten, im Prinzip das gleiche Ergebnis hatten, genügt es hier, die Tiere aus der ersten Bastardgeneration zu behandeln. Alle Aussagen gelten in völliger Gleichheit auch für alle Bastarde der weiteren Rückkreuzungsgenerationen. Die Betrachtung der Bastarde der ersten Generation gibt deshalb ein klares und für die Deutung des Phänomens ausschlaggebendes Bild, weil wir hier noch in der Lage sind, über das Genom des Bastards eine sichere Aussage machen zu können. Dieses ist nämlich zur Hälfte mütterlich, zur Hälfte väterlich, in unserem Falle also O + H.

Nehmen wir an, der Bastard sei ein ♀. Ausnahmetier und Normaltier müssen ein völlig identisches Genom besitzen, O + H bzw. H + O. Trotzdem reagieren die beiden Weibchen bzw. deren Eier mit einem ♂ des Stammes H gekreuzt, völlig verschieden. Das Normalweibchen HO ergibt mit ♂ H gekreuzt ein normal schlüpfendes Gelege. Das Ausnahmeweibchen OH dagegen legt nach Kreuzung mit einem ♂ H ein Gelege, das nicht schlüpft. Das Ausnahmetier verhält sich also trotz des gemischten Genoms so wie ein reines O-Weibchen, das Normaltier trotz gemischten Genoms wie ein H-Weibchen. Und da sich dieser Zustand bei den Ausnahme- bzw. Normaltieren in allen folgenden Generationen auch in keiner Weise ändert, ist der Schluß berechtigt, daß das Kreuzungsverhalten völlig unabhängig vom Genom konstant bleibt, daß es also genom-unabhängig ist.

Die Ausnahme-♀ irgendeiner der Generationen haben mit ♂ O gekreuzt (selbstverständlich) normale Nachkommenschaft, da ja auch beim Einkreuzen des Stammes bzw. Genoms O in irgendeinen anderen Stamm stets normale Verhältnisse vorliegen (s. Tabelle 1).

Die Ausnahme-♂ aller Generationen verhalten sich wie ♂ O, d. h. sie können ♀ O und ♀ H und, wie gelegentlich auch untersucht wurde, ♀♀ aller sonstigen zur Verfügung stehenden Stämme zu normaler Nachkommenschaft begatten und befruchten. Die aus der Normalkreuzung ♀ H × ♂ O hervorgehenden ♂♂ können demgegenüber nur ♀ H erfolgreich begatten.

Die mit den Ausnahmetieren erzielten Ergebnisse lassen sich demnach in folgender Weise zusammenfassen: Alle aus sonst „sterilen“ Kreuzungen hervorgehenden Ausnahmetiere, ♂♂ wie ♀♀, besitzen die Eigenschaft von O-Tieren,



ohne Rücksicht auf das Genom (besonders klar der oben dargestellte Fall der  $F_1$ -Bastarde). Man kann die Ergebnisse, zieht man die Abstammungsverhältnisse in Betracht, allgemein so formulieren: Die Ausnahmetiere haben den Charakter des mütterlichen Elternstammes behalten.

Die Normaltiere aller Generationen haben aber ebenfalls den Charakter ihrer Mutter behalten. Das gilt auch hier sowohl für die ♀♀ wie für die ♂♂.

Da Prädetermination durch das Genom mit großer Wahrscheinlichkeit als Deutung auszuschließen ist, da weiterhin der Charakter unabhängig vom Genom

	H	O
H	+	—
O	+	+
$BF_x$	+	—

Abb. 5. Schema der Kreuzungsergebnisse in den Ausgangskreuzungen und in der Kreuzung der Bastard-♂ mit den beiden reinen Stämmen. Obere Leiste: Eier vom Stamm H und O, Plasma H punktiert, Plasma O weiß. Linke Leiste: Spermien von Stamm H, O und von einem ♂ irgendeiner der Bastardgenerationen ( $BF_x$ ) der Grundkreuzung ( $H \times O$ )  $\times O \times O \dots \times O$ . Hier ist eine Generation mit vollständig eingekreuztem O-Genom angenommen. + = gängige Kreuzungen, — = sterile Kreuzung bzw. Ausnahmetiere.

vererbt wird, bleibt nur der Schluß, daß die Eigenschaft „Kreuzungsverhalten“ im Plasma der verschiedenen Stämme fundiert ist, mit anderen Worten, daß das Plasma der Stämme verschieden ist, daß wir es hier also mit einem Fall *plasmatischer Vererbung* zu tun haben.

Wichtig und für die Deutung des Phänomens entscheidend ist die Tatsache, daß auch die ♂♂ den Charakter des mütterlichen Elternstammes bewahren. Das sei an Abb. 5 erläutert.

Die Plasmen der Stämme H und O sind verschieden (in der Abbildung punktiert bzw. weiß). Das Plasma H kann mit einem beliebig aus Elementen des Genoms H und O zusammengesetzten Genom arbeiten, das Plasma O kann es ebenfalls, wie die Ausnahmetiere beweisen. Das Spermium O ist gegen das Plasma H indifferent, das Spermium H gegen das Plasma O jedoch nicht; denn einzig dann, wenn Sperma H in Plasma O gelangt,

kommt es zu Entwicklungsstörungen. Das Sperma H muß also ein Agens in das Plasma O bringen, das weitgehend abtötend wirkt (in der Abbildung Mittelstück des Spermiums punktiert). Das Sperma O führt dieses Agens nicht mit. Die lebensfähigen Ausnahmetiere entstehen dann, wenn das H-Sperma das abtötende Agens nicht oder nicht in genügender Konzentration mitführt. Dann bleibt das O-Plasma mehr oder weniger rein und der Bastard ist lebensfähig. Abb. 5 soll in der untersten Querspalte das Ergebnis der Kreuzung eines Bastard-♂ mit den ♀♀ der reinen Stämme H und O darstellen. Man vergleiche das Ergebnis dieser Querspalte mit den darüber liegenden. Für das Bastard-♂  $BF_x$  ist angenommen, daß es ein reines O-Genom besitzt. Es besitzt aber nicht die Kreuzungsfähigkeit eines O-♂ sondern die des H-♂. Hiermit ist erwiesen, daß mit dem Sperma das für den Stamm H charakteristische, entwicklungsstörende Agens mitgeführt wird. Wie die Zahlen der Tabelle 2 zeigen, wird es mit hoher Konstanz und über 11 Generationen gleichbleibend immer unabhängig vom Genom durch die Spermien mitgeführt. Zu bemerken ist, daß die Einzeichnung des Agens im H-Plasma in Form von Partikeln willkürlich ist und damit weiter

keine Aussage über die Natur des Agens gemacht sein soll, erst recht nicht über die Größenordnung.

Mit dieser Deutung sind alle bisherigen Beobachtungen über die reziproken Kreuzungen bei *Culex* sowohl wie bei *Aedes* zwanglos vereinbar. Insbesondere möchte ich auf den fast absoluten Gegensatz zwischen H- und O-Plasma hinweisen, der auf einen Alles-oder-nichts-Unterschied zwischen den Plasmen hindeutet. Dieser ist in gleicher Weise bei den *Aedes*-Kreuzungen vorhanden. Eine Untersuchung der ganzen Absterbeskala von den frühesten Embryonalstadien bis zu den geschwächten Imagines dürfte zu tieferen Einblicken in den Mechanismus der Abtötung durch das hypothetische Agens aus dem H-Plasma führen, wofür allerdings auch die normale Embryonalentwicklung als Vergleich notwendig ist, die aber noch völlig fehlt.

#### Diskussion.

Die hier entwickelte Deutung der reziprok unterschiedlichen Kreuzbarkeit durch ein genomunabhängiges, entwicklungshemmendes Agens, das vom Männchen auf die Nachkommenschaft übertragen wird, setzt voraus, daß das Sperma etwas derartiges mitführen kann. Ohne Zweifel ist das Sperma nicht nur ein stark kondensierter, haploider Kern. Außer dem Kern enthält es auch noch weitere Strukturelemente wie das Centrosom, Dictysomen und Mitochondrien. Diese Bezeichnungen außer Centrosom besagen nicht viel, weil die Funktion dieser Strukturen beim Fehlen einer passenden Methode der Analyse unbekannt ist. Es sind darum hier lediglich cytologisch-morphologische Bezeichnungen und sie dürfen keinesfalls dazu verleiten, in ihnen das Agens zu sehen. Aber die Tatsache, daß mikroskopische und sicher auch submikroskopische Partikel neben einem geringen Anteil väterlichen Plasmas bei der Bildung der Spermien mit eingeschlossen werden und bei der Befruchtung mit in das Ei gelangen könnten, ist in hohem Grade wahrscheinlich. Die Untersuchungen von L'HÉRITIER (1948) über die CO<sub>2</sub>-Sensibilität bei *Drosophila melanogaster* liefern außerdem einen Beweis, daß die Übertragung außerchromosomaler Substanz durch das Sperma möglich ist. Diese Befunde sind es auch, die bei der Deutung des Phänomens als anregendes Beispiel vorgeschwebt haben. Es soll aber nicht verkannt werden, daß grundsätzliche Unterschiede zwischen diesem relativ gut analysierten Beispiel plasmatischer Vererbung, dem ebenfalls gut bekannten Beispiel des Killer-Faktors bei *Paramecium* (SONNEBORN 1947) und dem hier bei *Culex* nachgewiesenen bestehen.

Gemeinsam haben der Killer-Faktor bei *Paramecium* und das störende Agens bei *Culex*, daß beide pathologisch wirken können, während das „Genoid“ für CO<sub>2</sub>-Sensibilität bei *Drosophila* im normalen Leben der Tiere, auch der Bastarde, indifferent bleibt. Die pathologische Wirkung bei *Paramecium* und *Culex* wird aber erst offenkundig, wenn, sowohl bei *Paramecium* wie bei *Culex*, Populationen verschiedenen Typs miteinander in Kontakt gebracht werden. Innerhalb der Populationen sind Faktor wie Agens ebenfalls ohne Wirkung. Nur das Erscheinungsbild soll als weitgehend ähnlich betont, über den Wirkungsmechanismus jedoch kein Vergleich angestellt werden. Es ist nur bedingt richtig, wenn behauptet wird, bei Tieren manifestiere sich plasmatische Vererbung nur in solchen pathologischen Erscheinungen. Die Untersuchungen

von GOLDSCHMIDT (1924—1933) an *Lymantria* und von KÜHN (1927) an *Habrobracon* zeigen zudem, daß auch normale Eigenschaften wie Pigmentierung und Generationszyklus plasmatisch bedingt sein können.

Es wäre verfrüht, die Natur des abtötenden Agens bei *Culex* weiter zu diskutieren, ehe nicht weitere Befunde für sein Vorkommen und seine physiologische Wirkung vorliegen. Es mag aber noch einmal auf die folgenden Punkte hingewiesen werden. Das Vorhandensein oder Fehlen eines keimtötenden Agens in einer *Culex*-Population ist völlig inapparent, solange nicht Kreuzungsversuche gemacht werden. Sein Vorkommen deckt sich nach unserer bisherigen Kenntnis nicht mit einer der systematischen Kategorien „Art“ oder „Rasse“. Für *Culex* wurde es in Populationen verschiedener geographischer Herkunft nachgewiesen. bei *Aedes scutellaris* zwischen zwei Rassen und bei *Aedes aegypti*-*Aedes albopictus* zwischen zwei Arten. Es muß dahingestellt bleiben, ob in all diesen Fällen das gleiche Agens am Werk ist, wenn auch die Phänomene in allen Einzelheiten übereinstimmen. Gerade aus dieser Übereinstimmung ist man versucht zu spekulieren, daß es sich um ein zwar für die Culiciden spezifisches Agens handelt, das aber wegen seines, soweit bisher bekannt, unregelmäßigen Vorkommens wie ein Fremdkörper erscheint. In diesem Zusammenhang scheint auch bedeutungsvoll, daß bei der Kreuzung *Aedes aegypti*  $\times$  *A. albopictus* einmal die erste, das andere Mal die zweite Art Träger des Agens war.

Gegen die naheliegende Annahme, daß es sich in allen Fällen um das gleiche Agens handelt, spricht die Tatsache, daß bei den *Culex*-Kreuzungen das gleiche Phänomen der embryonalen Abtötung sowohl zwischen nordwestdeutschen mit süddeutschen wie zwischen westeuropäischen und süddeutschen Stämmen auftritt, daß ein völlig gleiches Phänomen aber auch zwischen westeuropäischen mit nordwestdeutschen Stämmen in beiden Richtungen vorhanden ist. Das scheint für spezifisch verschiedene Agentien in nordwestdeutschen und westeuropäischen Stämmen zu sprechen, wenn hier nicht Störungen anderer Natur vorliegen, für die aber phänologisch kein Anhalt gegeben ist.

Die Dürftigkeit der bisherigen Befunde und das Fehlen jeglicher cytologischer, histologischer und experimentell physiologischer Untersuchungen mahnen sicherlich zur Vorsicht bei der Einreihung der reziprok unterschiedlichen Kreuzbarkeit von Culiciden als plasmatische Vererbung. In ihrem Erscheinungsbild liegt aber neben manchen Abweichungen so viel Gemeinsames mit anderen bekannten Fällen dieser Art bei Tieren und Pflanzen, daß sie bis auf weiteres diesen beigeordnet werden mag.

#### *Zusammenfassung.*

Der *Culex pipiens*-Komplex besteht aus mehreren nahe verwandten Formen, deren systematische Stellung bisher noch unsicher ist. Man unterschied bisher die beiden Arten *Culex pipiens* und *C. fatigans*. Sie kreuzen sich jedoch in den Kontaktzonen und sind deshalb wahrscheinlich nur Rassen einer Art. Wesentlich unsicherer ist die Abgrenzung einer dritten Form, *C. molestus*. Die Eigenschaften, die sie kennzeichnen sollen, nämlich Vorliebe für Menschenblut, Stenogamie und Autogenie, kommen zum Teil auch unabhängig voneinander vor, so daß der ganze Komplex wahrscheinlich aus einem Mosaik biologisch unterschiedener Populationen besteht.



Mit 10 verschiedenen Stämmen anthropophiler, stenogamer und autogener *Culex* aus Westeuropa und Deutschland wurden Kreuzungen durchgeführt, die zur Abgrenzung einer westeuropäischen, einer nordwestdeutschen und einer süddeutschen Gruppe führten. Die beiden erstgenannten Gruppen sind miteinander kreuzungssteril, d. h. die Embryonen sterben ab. Die süddeutschen Stämme können als Männchen mit allen übrigen Stämmen normale Nachkommenschaft erzeugen. Die reziproke Kreuzung ist jedoch steril mit Ausnahme von 0,05 bis 0,5% Eiern, die Larven ergeben, von denen etwa die Hälfte sich zu normalen Imagines entwickelt.

Diese reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit wird nach Ausschluß von Parthenogenese und Prädetermination als plasmatische Vererbung gedeutet und neben den Killer-Faktor bei *Paramaecium* und das „Genoid“ für CO<sub>2</sub>-Sensibilität bei *Drosophila* gestellt.

### Literatur.

- BALTZER, F.: Über erbliche letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden. *Naturwiss.* **28**, 196 (1940). — BAUR, E.: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae“ von *Pelargonium zonale*. *Z. Abstammungslehre* **1**, 30 (1909). — BOISSEZON, P. DE: Remarques sur les conditions de la reproduction chez *Culex pipiens* L. pendant la période hivernale. *Bull. Soc. Path. exot. Paris* **22**, 549 (1929). — BONNET, D. A.: The hybridization of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Hawaii. *Proc. Hawaiian Ent. Soc.* **14**, 35 (1950). — BUCK, A. DE: Beitrag zur Rassenfrage bei *Culex pipiens*. *Z. angew. Entomol.* **22**, 242 (1936). — CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit blaßgelbgrünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis*, *Urtica* und *Lunaria*. *Z. Abstammungslehre* **1**, 291 (1909). — DOBZHANSKY, TH.: Genetics and the origin of species. 2. Aufl. New York 1941. — DOWNS, W. G., and R. H. BAKER: Experiments in crossing *Aedes (Stegomyia) aegypti* LINNAEUS und *Aedes (Stegomyia) albopictus* SKUSE. *Science (Lancaster, Pa.)* **109**, 200 (1949). — FARID, M. A.: Relationships between certain populations of *Culex pipiens* LINNAEUS und *Culex quinquefasciatus* SAY in the United States. *Amer. J. Hyg.* **49**, 83 (1949). — FORSKÅL, P.: Descriptiones Animalium. Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium, quae in itinere orientali observavit. (Post mortem auctoris edidit CARSTEN NIEBUHR.), **20**, XXXIV u. 164 S. Hauniae 1775. — FRIZZI, G.: Cromosomi salivari in *Anopheles maculipennis*. *Sci. Genet. (Torino)* **3**, 67 (1947). — Dimorfismo cromosomico in *Anopheles maculipennis messeae*. *Sci. Genet. (Torino)* **4**, 79 (1951). — GILCHRIST, B. M., and J. B. S. HALDANE: Sex linkage and sex determination in a mosquito, *Culex molestus*. *Hereditas (Lund)* **33**, 175 (1947). — GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I—VII. *Arch. Entw.mechan.* **101—130** (1924—1933). — HANCE, R. T.: The somatic mitoses of the mosquito *Culex pipiens*. *J. of Morph.* **28**, 579 (1917). — HOANG-TICH-TRY: Essai de croisement de *St. albopicta* ♀ et de *St. fasciata* ♂, en espace restreint. *Bull. Soc. Path. exot. Paris* **32**, 511 (1939). — HUFF, C. G.: Ovulation requirements of *Culex pipiens* LINN. *Biol. Bull.* **59**, 347 (1929). — KÜHN, A.: Die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis* ASHMED. ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasma. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-physik. Kl.* **1927**, 407. — LAVEN, H.: Crossing experiments with *Culex* strains. *Evolution (Lancaster, Pa.)* **5**, 370 (1951). — L'HÉRITIER, PH.: Sensitivity to CO<sub>2</sub> in *Drosophila* — a review. *Heredity (Lond.)* **2**, 325 (1948). — MARSHALL, J. F.: The British mosquitoes. London 1938. — MARSHALL, J. F., and J. STALEY: Some notes regarding the morphological and biological differentiation of *Culex pipiens* LINNAEUS and *Culex molestus* FORSKÅL (Diptera, Culicidae). *Proc. Roy. Entomol. Soc. London. Ser. A* **12**, 17 (1937). — MATTINGLY, P. F.: The *Culex pipiens* complex. Introduction. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* **102**, 331 (1951). — MOORE, A.: Incipient intraspecific isolating mechanisms in *Rana pipiens*. *Genetics* **31**, 304 (1946). — NEUMANN, R. O.: Brauchen die Stechmücken zur Reifung ihrer Eier Blut als Nahrung? *Arch. Schiffs- u. Tropenhyg.* **16**, 27 (1912). — PATTERSON, J. T.: A new type of isolating mechanism in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **32**, 202 (1946). — PERRY, W. J.: Biological and crossbreeding studies on *Aedes hebrideus*

and *Aedes pernotatus*. Ann. Entomol. Soc. Amer. **43**, 123 (1950). — ROUBAUD, E.: Cycle auto-gène d'attente et générations hivernales suractives inapparentes chez le moustique commun, *Culex pipiens* L. C. r. Acad. Sci. Paris **188**, 735 (1929). — Essai synthétique sur la vie du moustique commun. Ann. des Sci. natur. Zool. **16**, 5 (1933). — Phénomènes d'amixie dans les intercroisements de culicides du groupe *pipiens*. C. r. Acad. Sci. Paris **212**, 257 (1941). — ROZEBOOM, L. E.: The *Culex pipiens* complex in North America. Trans. Roy. Entomol. Soc. London **102**, 343 (1951). — SHUTE, P. G.: Mosquitoes in London. Monthly Bull. Ministry Health & Public Health Lab. Serv., Nov. 1949, S. 228. — SIMONETTI, A.: Studio sulla possibilità d'incrocio fra *Culex pipiens* L. e *Culex autogenicus* R. Riv. Biol. **44**, 117 (1952). — SMITH-WHITE, S.: A note on non-reciprocal fertility in matings between subspecies of mosquitoes. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales **75**, 279 (1950). — SONNEBORN, T. M.: Recent advances in the genetics of *Paramecium* and *Euplotes*. Adv. Genet. **1**, 263 (1947). — STEVENS, N. M.: The chromosomes in the germ-cells of *Culex*. J. of Exper. Zool. **8**, 207 (1910). — Further studies on the heterochromosomes in mosquitoes. Biol. Bull. **20**, 109 (1911). — SUTTON, E.: Salivary gland type chromosomes in mosquitoes. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **28**, 268 (1942). — TATE, P., and M. VINCENT: The biology of autogenous and anautogenous races of *Culex pipiens* L. (Diptera: Culicidae). Parasitology **28**, 115 (1936). — TAYLOR, M.: The chromosome complex of *Culex pipiens*. Quart. J. Microsc. Sci. **60**, 377 (1914). — The chromosome complex of *Culex pipiens*. II. Fertilisation. Quart. J. Microsc. Sci. **62**, 287 (1917). — TOUMANOFF, C.: Essais préliminaires d'intercroisement de *St. albopicta* SKUSE avec *St. argentea* POIRET s. *fasciata* THÉOB. Bull. Soc. méd.-chir. de l'Indochine **15**, 964 (1937). — Nouveaux faits au sujet de l'intercroisement de *St. albopicta* SKUSE avec *St. argentea* s. *fasciata* THÉOB. Rev. Med. franç. Extr.-Orient. **17**, 365 (1938). — Les races géographiques de *St. fasciata* et *St. albopicta* et leur intercroisement. Bull. Soc. Path. exot. Paris **32**, 505 (1939). — L'intercroisement de l'*Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* L. et *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* SKUSE. Observations sur la mortalité dans la descendance des générations hybrides  $F_1$  et  $F_2$  de ces insectes. Bull. Soc. Path. exot. Paris **43**, 234 (1950). — VINCENT, M.: Some observations on the biology of a Hungarian strain of *Culex pipiens* L. Arb. ung. biol. Forsch.inst. **6**, 119 (1933). — WEYER, F.: Die Rassenfrage bei *Culex pipiens* in Deutschland. Z. Parasitenkde **8**, 104 (1935). — Kreuzungsversuche bei Stechmücken (*Culex pipiens* und *Culex fatigans*). Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin **3**, 202 (1936). — WHITING, P. W.: The chromosomes of the common house mosquito, *Culex pipiens* L. J. of Morph. **28**, 523 (1917). — WOODHILL, A. R.: A note on experimental crossing of *Aedes* (*Stegomyia*) *scutellaris scutellaris* WALKER and *Aedes* (*Stegomyia*) *scutellaris katharinensis* WOODHILL (Diptera, Culicidae). Proc. Linnean Soc. N.S. Wales **74**, 224 (1949). — Further notes on experimental crossing within the *Aedes scutellaris* group of species (Diptera, Culicidae). Proc. Linnean. Soc. N.S. Wales **75**, 251 (1950).

Dr. H. LAVEN, Tropeninstitut Hamburg.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.

# UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FELLZEICHNUNG DES WILDKANINCHENS.

EIN BEITRAG ZUR WIRKUNGSWEISE DES AGUTIFAKTORS\*.

Von

GÜNTER CLEFFMANN.

Mit 23 Textabbildungen.

(Eingegangen am 15. November 1952.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	137
II. Die wildfarbigen Kaninchenrassen . . . . .	138
III. Die verschiedenen Haartypen und ihre Kennzeichen . . . . .	139
IV. Die Fellzeichnung des Wildkaninchens	
1. Die Abhängigkeit der Bindenlänge von der Körperregion . . . . .	140
2. Länge und Farbe der Binden . . . . .	143
3. Bindenlänge und Verlauf des Haarwechsels . . . . .	143
4. Bindenlänge und Hautdicke . . . . .	145
5. Unvollständige Dominanz in der Allelenserie $A \rightarrow a$ . . . . .	146
V. Physiologie der Bindenbildung	
1. Haarwachstum und Bindenbildung . . . . .	147
2. Die experimentelle Beeinflussung des Haarwachstums . . . . .	150
VI. Histologie der Bindenbildung	
1. Histologische Grundlagen . . . . .	151
2. Histologische Untersuchungen über den Pigmentwechsel in den Melanoblasten	154
3. Die Hemmung der Pigmentbildung durch Glutathion und dessen Bedeutung für die Bindenbildung . . . . .	157
VII. Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	159
VIII. Diskussion der Ergebnisse . . . . .	160
Literatur . . . . .	161

## I. Einleitung.

Als „wildfarbig“ bezeichnet man bekanntlich die gebänderten Haare, die für die meisten freilebenden Säugetiere kennzeichnend sind und ihnen die schützende Erdfarbe verleihen. Die Art der Bänderung ist zwar nicht bei allen wildfarbigen Rassen und in allen Körperregionen dieselbe, kommt aber immer in einem Wechsel von dunkleren, schwarzbraunen und helleren, meist gelben Haarpartien zum Ausdruck (Abb. 1). Die pigmentbildenden Zellen in den Wurzeln der wildfarbigen Haare produzieren also in rhythmischem Wechsel dunkelbraunes und gelbes Pigment. Damit erhebt sich die Frage nach den Ursachen, die diesem Rhythmus, der sich im Verlauf der Haarbildung in den Melanoblasten des wildfarbigen Haares abspielt, zugrunde liegen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen gab Herr Prof. R. DANNEEL. Ihm, Herrn Prof. H. WURMBACH und Herrn Dr. E. LUBNOW danke ich für ihre Unterstützung und Beratung bei der Durchführung der Arbeit.

\* Als Dissertation angenommen von der Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät der Universität Bonn.



## II. Die wildfarbigen Kaninchenrassen.

Die Färbung der Wildkaninchen verdankt ihre Entstehung dem Zusammenwirken mehrerer Erbfaktoren, die sich in 3 Gruppen einteilen lassen (DANNEEL 1936, NACHTSHEIM 1936).

Die Gene der 1. Gruppe gehören alle derselben Allelenserie an und bestimmen die im einzelnen Haar gebildete Pigmentmenge (*Intensitätsfaktoren*):

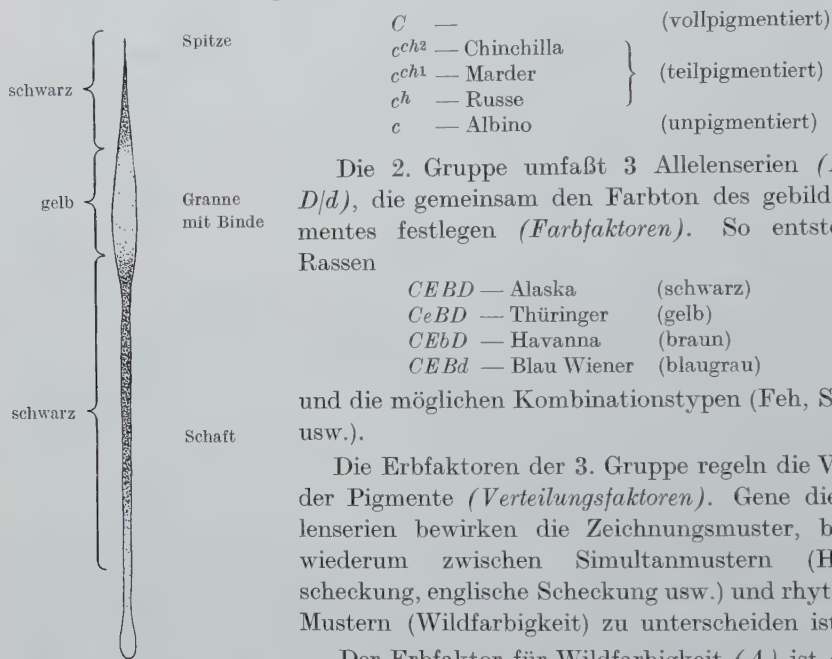


Abb. 1. Bau des wildfarbigen Haares.

Der Erbfaktor für Wildfarbigkeit (*A*) ist dominant über Einfarbigkeit (*a*). Durch Kreuzung kann man das Wildfarbigkeitsgen in alle übrigen Genkombinationen einführen. Die so entstehenden Rassen bezeichnet man als Schwarzwild (*CEBDA*), Wildchinchilla (*c<sup>ch2</sup>EBDA*), Braunwild (*CEbDA*) usw.

Das gewöhnliche *Wildkaninchen*, das auch Schwarzwildkaninchen genannt wird (in der anglo-amerikanischen Literatur wird diese Rasse als „Agouti“ bezeichnet), besitzt an Kopf, Rücken und Flanken schwarzbraune Haare mit je einer gelben Binde. Die Binden werden, wie später noch genauer besprochen werden soll, vom Rücken nach den Flanken zu immer breiter und heller. Abb. 2 zeigt rechts ein gebändertes Rückenhaar, links ein Bauchhaar und dazwischen einige Übergangsstufen. Der Bauch des Wildkaninchens erscheint in der Aufsicht weiß, weil hier die weiße „Binde“ fast die ganze Länge des Haares einnimmt (Abb. 3). Die rezessiven Gene der C-Serie „unterdrücken“ das gelbe Pigment. Wildchinchilla, Wildmarder und Wildrussen haben daher weiße an Stelle der gelben Querbinden.

Zu der *A/a*-Serie gehört außer dem Schwarzwildkaninchen eine weitere Rasse mit gebänderten Haaren, nämlich das sog. *Schwarzlohkaninchen*. Der Rücken dieser Tiere ist einfarbig schwarz, während Bauch, Nacken, Augenring und Ohr-ränder gelb-rot (lohfarben) gefärbt sind. An den Flanken findet man dagegen

unregelmäßig verteilt gebänderte Haare. Der Erbfaktor für die Lohfärbung ist, wie gesagt, ein Allel des Wildfarbigkeitsfaktors und wird mit  $a'$  bezeichnet. Er ist dominant über  $a$  und rezessiv gegen  $A$ . Die intensive Färbung der gelben Fellpartien der handelsüblichen Tiere ist keine Auswirkung des Erbfaktors  $a'$ , sondern wird durch sog. Gelbverstärker ( $y_1, y_2, \dots$ ) verursacht, d. h. Modifikationsgene, die aus züchterischen Gründen eingekreuzt wurden.

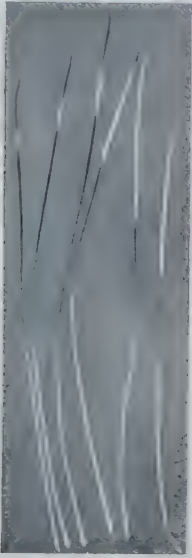


Abb. 2.

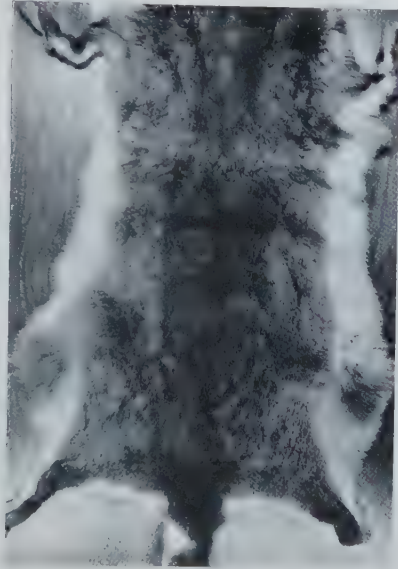


Abb. 3.

Abb. 2. Übergang vom Rückenhaar (links) zum Bauchhaar (rechts). Die Zwischenstufen sind von der Flanke entnommen (nach DANNEEL).

Abb. 3. Wildkaninchenfell.

### III. Die verschiedenen Haartypen und ihre Kennzeichen.

Am Kaninchenhaar lassen sich 3 mehr oder weniger scharf voneinander getrennte Abschnitte unterscheiden: 1. die Spitze, 2. die Granne (eine Verdickung unterhalb der Spitze), 3. der Schaft (die untere Hälfte des Haares).

Auf den Photos Abb. 2 und 4 sind die einzelnen Zonen des gebänderten Haares (Spitzenteil — Binde — Basis) deutlich zu erkennen. Bei allen Kaninchenrassen nimmt die Dichte der Pigmentierung basalwärts ab und hört oberhalb der Haarwurzel ganz auf.

Nach TOLDT (1910, 1912), DANNEEL (1936) u. a. setzt sich das Fell des Kaninchens vor allem aus Wollhaaren und Grannenhaaren zusammen. Den Wollhaaren fehlt zum Unterschied von den Grannenhaaren die Granne. Die folgende Einteilung der Haare ermöglicht eine bessere Unterscheidung der Typen beim Messen.

1. *Wollhaare*. Haare mit einem Markstrahl, die von der Spitze bis zur Basis gewellt sind (müssen beim Messen gestreckt werden).

2. *Grannenhaare*. a) *Wollgrannen* besitzen im Grannenteil 2—4 Markstrahlen, im Schaftteil nur einen Markstrahl. Granne und Spitze sind gestreckt, der Schaft ist gewellt. b) *Deckhaare* haben im Grannenteil 4—8 Markstrahlen. Im Schaftteil

finden sich 2—4 Markstrahlen. Das ganze Haar ist gestreckt, die Granne gegen den Schaft durch eine deutliche Verjüngung abgesetzt. c) *Leithaare* besitzen im Grannenteil mehr als 10 Markstrahlen, im Schaftteil 4—8 Markstrahlen sowie eine lang ausgezogene Spitze. Die Grenzen der Granne sind undeutlich.

3. *Spürhaare*. Einzelne, lange, aufrechtstehende Haare ohne Granne, die besonders an den Flanken der Tiere vorkommen.



Abb. 4. Die Haartypen. Von links nach rechts: Leithaar, Deckhaar, 2 Wollgrannen verschiedener Stärke, Wollhaar (nach DANNEEL).

Diese Einteilung bezieht sich auf den Bau der Haare. Die Ausmaße der Haare genügen nämlich nicht zu ihrer Charakterisierung, da die Übergänge zwischen den einzelnen Typen kontinuierlich sind. Außerdem hängen die absoluten Maße der Haare stark von Alter, Rasse und Wuchsform der Tiere ab. In der folgenden Tabelle sind daher durchschnittliche Maße angegeben.

Tabelle 1.

(Durchschnittsmaße von je 20 Rückenhaaren.)

Typ	Länge in mm			Dicke in $\mu$	
	Haar	Spitze	Granne	Granne	Schaft
Wollhaar . .	20—25	—	—	—	15—25
Wollgranne . .	28—32	1—2	1—2	50—100	20—35
Deckhaar . .	32—38	2—3	7—9	130—150	60—80
Leithaar . .	38—42	3—5	9—11	140—160	70—80

Das Aussehen des Kaninchenfelles wird durch die Deckhaare und Wollgrannen bestimmt, die zwar an Zahl geringer, dafür aber erheblich länger und kräftiger sind als die Wollhaare und diese daher überdecken. In Abb. 4 sind Vertreter der 4 Haartypen dargestellt.

#### IV. Die Fellzeichnung des Wildkaninchens.

##### 1. Die Abhängigkeit der Bindenlänge von der Körperregion.

Im Fell des wildfarbigen Tieres sind fast alle Haare gebändert. Eine Ausnahme machen lediglich die Leithaare, die am Rücken einfarbig schwarz, in den übrigen Regionen aber ebenfalls gebändert sind. Die Länge und Farbe der Binden ist in den einzelnen Körperregionen verschieden. Die Bauchhaare besitzen, wie gesagt, kein gelbes Pigment mehr, sondern sehr breite *weiße* „Binden“.

Die charakteristische Zeichnung des Wildkaninchens wird also in der Hauptsache durch 2 Faktoren bedingt (Abb. 3): 1. die regionalen Unterschiede in den Bindenlängen, 2. die Abnahme des gelben Pigmentes vom Rücken nach dem Bauch zu.

Hier sollen zunächst die regionalen Unterschiede der Bindenlängen beschrieben werden.

Für diese Untersuchungen wurden dem lebenden Tier im Abstand von je 4 cm aus dem ganzen Fell Haare entnommen und für jede Haarsorte die mittlere Bindenlänge bestimmt. Die Mittelwerte, die im Durchschnitt mit einem mittleren



Fehler von 4—5% behaftet sind, wurden in die Umrißzeichnung eines Kaninchenfelles eingetragen und die Orte gleicher Bindenlänge miteinander verbunden. Die Ergebnisse dieser Messungen gehen aus den Abb. 5—7 hervor. Die eingefügten Zahlen geben die Länge der Binden in zehntel Millimetern an und beziehen sich alle auf dasselbe Versuchstier (. 155); die absoluten Maße der Bindenlänge (nicht aber das Muster) werden nämlich noch durch andere Faktoren wie z. B. das Alter des Tieres beeinflußt (s. o.).

Das regionale Muster der Bindenlängen ist, wie man sieht, für alle Haarsorten im wesentlichen identisch, obgleich die absoluten Maße an den verschiedenen

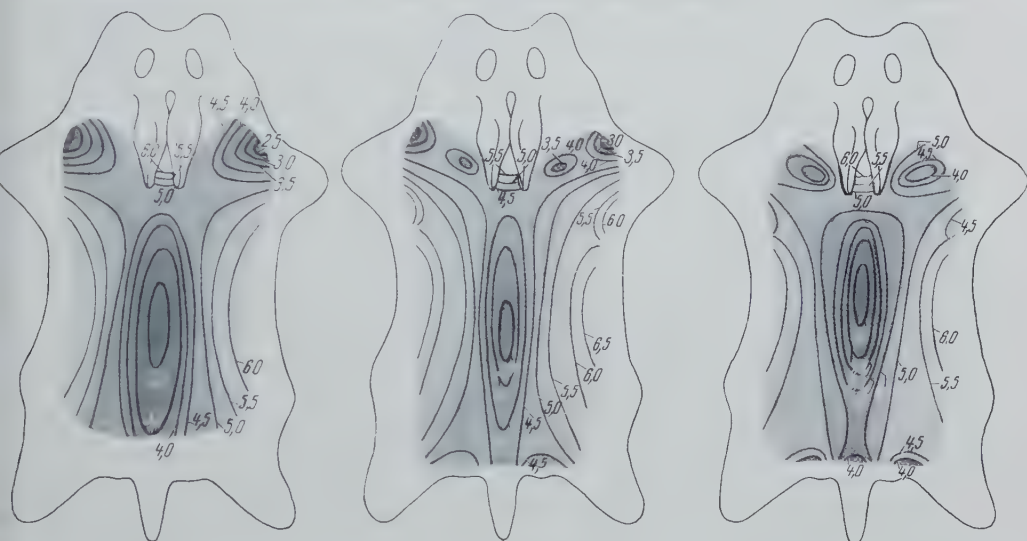


Abb. 5.

Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 5. Die Bindenlängen der Wollhaare, Maßangabe in Millimeter.

Abb. 6. Die Bindenlängen der Wollgrammen.

Abb. 7. Die Bindenlängen der Deckhaare.

Körperstellen erheblich voneinander abweichen: In der Gegend der Kreuzwirbel sind die Binden immer am kürzesten. Von hier aus werden sie nach vorn und hinten wie auch zum Bauch hin länger. Besonders lange Binden findet man im Nacken, der ja auch in der Aufsicht deutlich gelbstichiger ist als der Rücken.

An einigen Stellen nimmt die Bindenlänge abweichend von der allgemeinen Regel von dorsal nach ventral hin ab, so z. B. zwischen dem Schwanz und den Hinterläufen, hinter den Vorderläufen und an der Brust. Ob dies auch für die Wollhaare zutrifft, ist schwer zu entscheiden, weil die Binden der Wollhaare gerade an diesen Stellen so undeutlich abgesetzt sind, daß man sie nicht mehr ausmessen kann.

Einige Besonderheiten in der Zusammensetzung des Wildkaninchenfelles sind aus Tabelle 2 ersichtlich, in der das Rückenhaar als normal bezeichnet wurde. Die Begrenzung der aufgeführten Gebiete geht aus Abb. 8 hervor.

Parallel mit der Verbreiterung der Binden vom Rücken zum Bauch hin geht, wie schon mehrfach erwähnt wurde, eine Aufhellung der gelben Farbe<sup>1</sup>. Im Bauchhaar selbst ist die „Binde“ völlig weiß und umfaßt die ganze obere Hälfte des

<sup>1</sup> Dies gilt aber nicht für die Nackenhaare, deren Binden trotz ihrer Länge intensiv gelb gefärbt sind.

Tabelle 2.

Gebiet	Länge	Dicke	Bindenlänge	Typen
Rücken . . . . .	normal	normal	normal	normal
Stirn . . . . .	um die Hälfte vermindert	um die Hälfte vermindert	um die Hälfte vermindert	normal
Nacken . . . . .	normal	stark verringert	sehr groß	Leithaare fehlen Wollhaare selten
Ohr . . . . .	auf ein Viertel vermindert	auf ein Viertel vermindert	auf ein Viertel vermindert	normal
Leistenring . . . .	vergrößert	vermindert	vergrößert	nur Wollhaare und Grannen- haare
Schwanzoberseite .	etwas größer	um die Hälfte vermindert	vermindert	Leit- und Woll- haare ungebän- dert

Haares (Abb. 2). Der schwarze Spitzenteil wird also von der sich verbreiternden Binde in zunehmendem Maße vom Rücken zum Bauch hin aus dem Haar „herausgedrängt“.

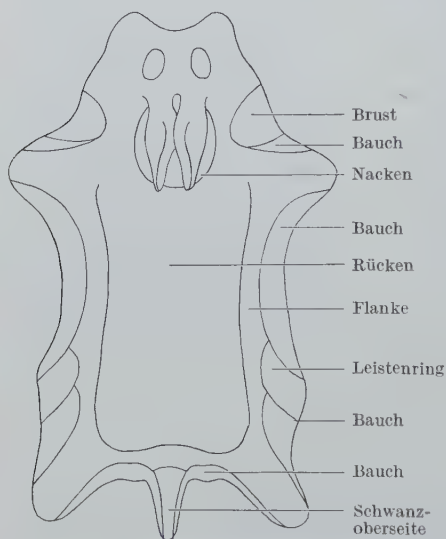


Abb. 8. Bezeichnung der verschiedenen Gebiete des Kaninchenfells.

Das Bauchhaar ist aber nicht durchgehend weiß, wie es bei Betrachtung in der Aufsicht den Anschein hat, sondern enthält in der unteren Hälfte schwarzes Pigment, wenn auch, wie bei allen Kaninchenrassen, weniger als die entsprechenden Teile der Rückenhaare. Außerdem ist auch der schwarze Basisteil infolge der Verbreiterung der Binden deutlich verkürzt. Das Bauchhaar entspricht also, wie schon DANNEEL 1948 betonte, dem Rückenhaar hinsichtlich seines Musters vollkommen und stellt lediglich den Endzustand eines Gefälles dar, das vom Rücken zum Bauch fortschreitet und erstens in einer Verbreiterung der Binde, zweitens in einer Abnahme sowohl des gelben wie auch des schwarzen Pigments besteht. Damit erhebt sich die Frage, ob diese beiden musterbildenden

Faktoren einander bedingen bzw. dieselbe Ursache haben. Diese Frage soll aber erst im nächsten Abschnitt erörtert werden.

Nach W. DRY (1928) besteht für die Rückendeckhaare der Maus eine Korrelation zwischen Bindenlänge und Haarlänge, und zwar sollen die längsten Haare die kürzesten Binden haben. Dieser Satz gilt für das Kaninchen nur dann, wenn Haare gleicher Regionen miteinander verglichen werden. Stellt man nämlich verschiedene Fellbezirke einander gegenüber, dann findet man kein konstantes Verhältnis zwischen Bindenlänge und Haarlänge. So sind z. B. an der Stelle der kürzesten Binden — nämlich auf dem Rücken — die Haare auch relativ kurz, während im Nacken die Binden bei gleicher Haarlänge sehr viel ausgedehnter sind (Tabelle 2). Innerhalb eines Meßpunktes jedoch gilt auch für die Grannenhaare des Kaninchens: je kürzer das Haar,

um so länger die Binde. Die Leithaare als die längsten Haare sind auf dem Rücken sogar unbändert. Eine Sonderstellung nehmen die Wollhaare ein, die zwar um etwa 40 % kürzer sind als die Deckhaare, aber fast ebenso lange Binden besitzen wie diese.

## 2. Länge und Farbe der Binden.

Das Pigment entsteht in bestimmten Zellen der Haarwurzel, den Melanoblasten, durch die Einwirkung eines oder mehrerer Fermente (Oxydasen) auf ungefärbte Vorstufen (Chromogene). Als Chromogene sind in der Säugerhaut Tyrosin, Dioxyphenylalanin und neuerdings Tryptophan (FOSTER 1951) nachgewiesen worden. Die Menge des pigmentbildenden Fermentes in der Haut der Wildkaninchen wurde mehrfach bestimmt, so z. B. von DANNEEL und SCHAUMANN (1938), die Hautextrakte auf eine künstliche Chromogenlösung (Dopa) einwirken ließen und die Melaninbildung messend verfolgten. Durch eine indirekte Methode, deren Beschreibung hier zu weit führen würde, fand ENGELSMAYER (1935, 1936) in Übereinstimmung mit DANNEEL und SCHAUMANN, daß die nachweisbare Menge Ferment vom Rücken über die Flanken zum Bauch hin ständig abnimmt. Dieser regionale Unterschied in der Fermentbildung läßt sich zwar bei allen Kaninchenrassen verfolgen, manifestiert sich jedoch nur beim Wildkaninchen in einer Aufhellung der gelben Binden. Zu der Zeit, wo die weißen Teile der Bauchhaare gebildet werden, läßt sich in den Haarwurzeln überhaupt kein Ferment mehr nachweisen. Fermentbestimmungen haben weiter ergeben, daß die gebildete Fermentmenge entlang der Allelenserie  $c^{ch2} - c^{ch1} - c^h - c$  erheblich absinkt. Da diese Rassen kein gelbes Pigment bilden können, also am ganzen Körper weiße Binden haben, besteht zwischen der Fermentbildung und der Intensität der gelben Bindenfarbe offenbar ein Kausalzusammenhang.

Die Farbe der Binden braucht dagegen nicht unbedingt mit ihrer Länge zusammenzuhängen, denn bei Wildchinchillas und Wildmardern, die ja infolge des verringerten Fermentes kein gelbes Pigment bilden können, sind die Bindenlängen dieselben wie bei schwarzwilden Tieren. Außerdem kommt es ja gelegentlich vor, daß die Menge des gelben Pigments trotz Verlängerung der Binde vermehrt ist, so z. B. im Nackenhaar des Schwarzwildkaninchens.

## 3. Bindenlänge und Verlauf des Haarwechsels.

Das angeborene Fellmuster, das beim Wildkaninchen in den verschiedenen Bindenlängen zum Ausdruck kommt (s. o.), ist bei allen Kaninchen vorhanden und tritt beispielsweise auch beim Haarwechsel in Erscheinung, der beim Schwarzsilberkaninchen besonders gut verfolgt werden kann (Abb. 9 und 10). Das Silberkaninchen, das sich vom Alaska durch den Besitz des dominanten Erbfaktors P (*CEB Da P*) unterscheidet, wird einfarbig schwarz geboren. Das weißlich graue Aussehen des erwachsenen Tieres beruht darauf, daß beim ersten Haarwechsel die stärkeren Haare (vor allem Deck- und Leithaare) pigmentfrei werden.

Beim etwa 3 Wochen alten Tier erscheinen an der Schnauze die ersten weißen Haare (Abb. 9a). Bald folgen weiße Flecken an der Brust, hinter den Vorderläufen und am Leistenring (Abb. 9c). Diese Zentren vereinigen sich zu einer





Abb. 9 a—r. Der Verlauf des ersten Haarwechsels beim Silberkaninchen. Die Zahlen links neben den Schemata geben das Alter des Tieres in Tagen an.

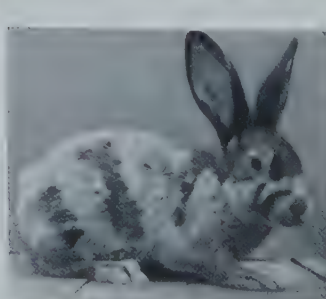
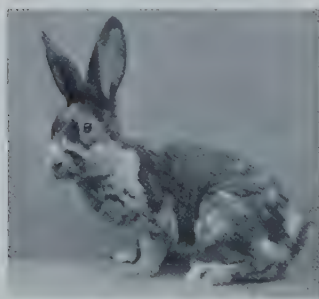
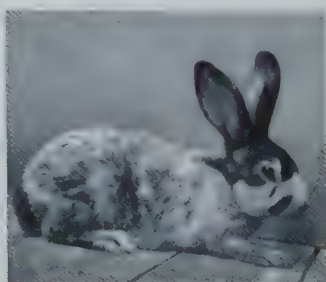


Abb. 10. Einige charakteristische Haarwechselstadien beim Silberkaninchen. Vergleiche Abb. 9 j, m, n und q.

ventralen Medianlinie, die sich langsam dorsalwärts verbreitert. Dabei schreitet die Silberung an einigen Stellen besonders schnell vorwärts, nämlich an der Brust, hinter den Vorderläufen, zwischen dem Schwanz und den Hinterläufen sowie vor den Hinterläufen (Abb. 9f—i). Etwa vom 70. Lebenstag an breitet sich das gesilberte Gebiet schnell vom Schwanz her über den Rücken nach vorn aus (Abb. 9k—n), bis schließlich nur noch kleine Flecken seitlich vom Aalstrich schwarz sind. Am längsten hält sich ein schwarzer Fleck zwischen den Ohren, der erst beim 5 Monate alten Tier verschwindet. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Silberung ausbreitet, ist aber individuell sehr verschieden und hängt von der Entwicklungsgeschwindigkeit des Tieres ab.

Aus den Bildern, die ich durch einige Photos ergänzt habe (Abb. 10), ergibt sich, daß diejenigen Haare, die beim Wildkaninchen die größte Bindenlänge haben, zuerst den Haarwechsel durchmachen. Eine Ausnahme von dieser Regel macht lediglich der Aalstrich, der trotz der dort vorhandenen kurzen Binden sehr früh in den Haarwechsel eintritt. Dies ist vielleicht für spätere Untersuchungen wichtig, weil sich der Aalstrich oft auch in der Färbung abweichend verhält.

Ganz ähnlich verläuft der Haarwechsel auch bei der Maus, den DANNEEL und KAHLO (1947) genauer untersuchten. Von Einzelheiten abgesehen, erfaßt auch hier der Haarwechsel zuerst von der Schnauze her den Bauch, greift auf den Rücken über und erreicht zuletzt die Oberseite des Kopfes<sup>1</sup>.

#### 4. Bindenlänge und Hautdicke.

Das Haar entsteht bekanntlich vom Grunde eines Haarfollikels aus, der als Epidermiszapfen in das Corium hineinragt (DANNEEL 1931). Die am tiefsten eingesenkten Follikel liefern die stärksten Haare (Leit- und Deckhaare), während die Wurzeln der schwächeren Haarsorten oberflächlicher liegen. An den Stellen, an denen die Haut sehr dünn ist, die Haarfollikel also etwa alle gleich tief in das Bindegewebe eingesenkt sind, wie am Bauch, im Nacken, am Leistenring und im ganzen ersten Haarkleid des Jungtieres, sind daher die einzelnen Haartypen viel weniger voneinander verschieden als in dickhäutigeren Fellteilen (s. Tabelle 2). Aber auch die Länge der Binden hängt mit der Hautdicke zusammen, wie aus Abb. 11 ersichtlich ist. Die Hautdicken wurden mit einer Mikrometerschraube an Hautfalten gemessen. Mit Hilfe einer großen Anzahl von Einzelmessungen kann man dabei einigermaßen zuverlässige Mittelwerte erzielen. Die Verteilung der Hautdicken stimmt, wie man sieht, ziemlich genau mit dem Bindenmuster

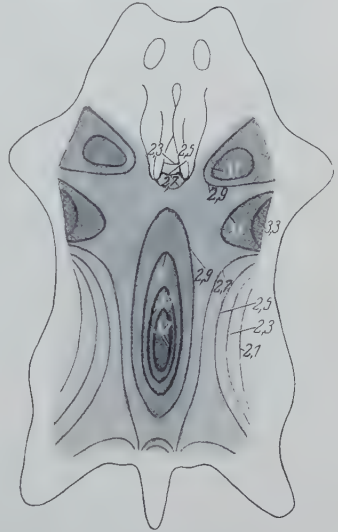


Abb. 11. Die durchschnittliche Hautdicke beim Kaninchen in Millimeter.

<sup>1</sup> Anmerkung. Während der Korrektur erschien eine Arbeit von K. BECKER über den Verlauf des Haarwechsels bei der Wanderratte. Seine Ergebnisse stimmen gut mit denjenigen von DANNEEL und KAHLO und den vorliegenden überein. Der Haarwechsel scheint also bei allen Nagetieren ähnlich zu verlaufen.

überein. Die Haare mit den kürzesten Binden stecken am tiefsten in der Haut und kommen daher nur in den Partien des Felles vor, in denen die Hautdicke am größten ist. Ein augenfälliges Beispiel dafür sind die Leithaare, die als die stärksten Haare auf dem Rücken überhaupt keine Binden mehr haben.

Wir haben somit jetzt 4 Merkmale kennengelernt, deren Ausbildung von einem und demselben vorhandenen räumlichen Muster abhängt: den Haarwechsel, die Ausprägung der Haartypen, die Hautdicke und schließlich bei den Wildkaninchen die Bindenlänge. Im Laufe der Ontogenie erfolgt zuerst die Differenzierung der Hautdicke. Sie ist beim 25tägigen Embryo bereits deutlich nachweisbar. Stichproben ergaben, daß zu dieser Zeit die Bauchhaut in der Gegend des Nabels z. B. etwa 25% dünner ist als die Rückenhaut. Zu dieser Zeit wird auch das erste Haarpigment sichtbar und erscheinen die ersten Haaranlagen. Das oben beschriebene Muster, das in der Haut aller Kaninchenrassen vorliegt, manifestiert sich also zuerst in der unterschiedlichen Hautdicke, später in der Struktur und Pigmentierung der Haare und endlich im Verlauf des Haarwechsels.

### 5. Unvollständige Dominanz in der Allelenserie *A-a*.

Die genaue Kenntnis der Wildzeichnung ermöglicht nun auch eine Aussage über den Grad der Dominanz von *A* über *a*. Zur Klärung dieser Frage wurde das ♂ 154 (*CEBDA*) mit dem ♀ 124 (*CEBDa*) gekreuzt. Dabei fielen 10 schwarz-wilde Tiere, von denen aber nur 4 — ♂ 212, ♀ 213, ♀ 214, ♀ 215 — bis zur Geschlechtsreife gehalten werden konnten. Das ♀ 214 schien etwas heller zu sein als die übrigen Tiere. Die genauere Untersuchung zeigte, daß dieses Tier breitere Binden besaß.

Tabelle 3.  
(Durchschnittliche Bindenlänge von etwa je 20 Haaren.)

	Leithaare	Deckhaare	Wollgrannen	Wollhaare
♂ 212, ♀ 213, ♀ 215	ungebändert	Binde 3,0 mm m = ± 0,17 mm	Binde 3,5 mm m = ± 0,18 mm	ungebändert
♀ 214	ungebändert	Binde 4,1 mm m = ± 0,2 mm	Binde 4,3 mm m = ± 0,21 mm	Binde 4,2 mm m = ± 0,25 mm

Danach war zu erwarten, daß ♂ 212, ♀ 213, ♀ 215 heterozygot und ♀ 214 homozygot in bezug auf *A* waren. Diese Vermutung konnte durch Testkreuzung mit einem nichtwildfarbigen *a*-Tier bestätigt werden. Hierbei fielen folgende Jungtiere:

von ♂ 212	1 Schwarzwild und 2 Alaska
von ♀ 213	5 Schwarzwild und 4 Alaska
von ♀ 214	10 Schwarzwild
von ♀ 215	5 Schwarzwild und 5 Alaska

Der Erbfaktor *A* dominiert also nicht vollständig über *a*, und liefert somit eine weitere Stütze für die Theorie von der quantitativen Wirkung der Gene (GOLDSCHMIDT).



## V. Physiologie der Bindenbildung.

### 1. Haarwachstum und Bindenbildung.

Über rhythmische Pigmenteinlagerungen liegen vor allem Untersuchungen bei Vögeln vor (JUHNS, FAULKNER, GUSTAVSON 1931; MONTALENTI 1934; JUHN, FRAPS 1936; HENKE 1936; JUHN 1937; HENKE 1939). MONTALENTI unterzog z. B. die Bänderung der Plymouth Rock-Hühner einer eingehenden Analyse und fand, daß die periodische Pigmentproduktion durch das Zusammenspiel genetischer und physiologischer Faktoren zustande kommt. Ein dominanter geschlechtsgebundener Erbfaktor bewirkt hier seiner Meinung nach die abwechselnde Bildung weißer und schwarzer Zonen, deren Länge aber von der Wachs-

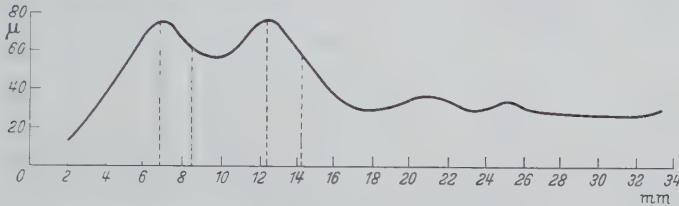


Abb. 12. Lage der Binden bei einem doppeltgebändertem Haar. Abszisse: Haarlänge; Ordinate: Haardicke.

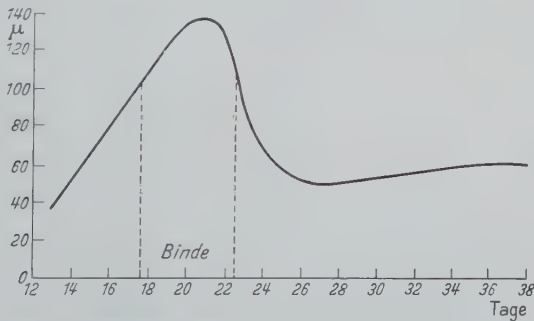


Abb. 13. Lage der Binde bei einem normalen Rückenhaar.

tumsgeschwindigkeit der Federn abhängt. Schnell wachsende Federn haben schmalere weiße Bänder als langsam wachsende. MONTALENTI schließt daraus, daß die von ihm beobachtete verschiedene Ansprechbarkeit der Federn für die Bildung weißer Zonen eng mit der Wachstumsgeschwindigkeit gekoppelt ist. Bei den von JUHN und Mitarbeitern untersuchten Braunen Leghorns liegen ähnliche Verhältnisse vor.

Diese Befunde veranlaßten mich zu entsprechenden Untersuchungen an Haaren, die ja nahelagen, weil die Binde des Wildkaninchenhaares immer an dessen dickster Stelle — der Granne — liegt. Außerdem fand ich auf dem Rücken eines Versuchstieres ein anormales Haar, das 2 Binden und dementsprechend auch 2 gleichstarke Grannen besaß, die aber beide etwas dünner waren als die Grannen der normalen Haare. In der Abb. 12 ist die Dicke dieses doppeltgebänderten Haares in Abhängigkeit von seiner Länge aufgetragen, wobei die Lage der Binden besonders gekennzeichnet ist. Sie stimmt genau mit der Lage der Binden überein (vgl. Abb. 13).

Das Haar entsteht wie die Feder von einer Keimschicht aus, die nacheinander durch Proliferation alle Teile des fertigen Gebildes liefert und nach außen abschiebt. Die Unterschiede zwischen Haar und Feder liegen vor allem darin, daß

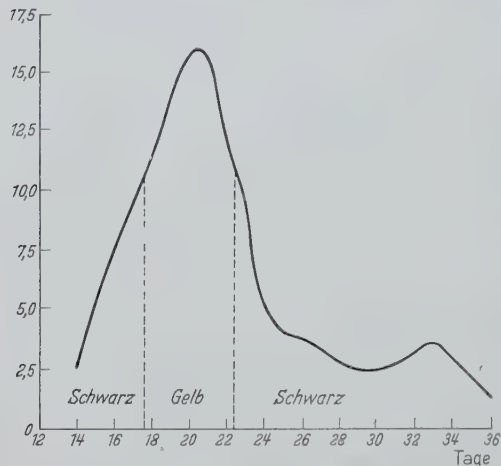


Abb. 14. Wachstumsgeschwindigkeit der Rückenhaare. Abszisse: Alter der Haare; Ordinate: Volumenzunahme.

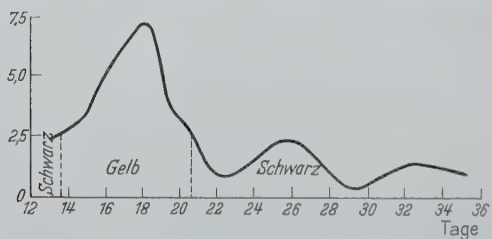


Abb. 15. Wachstumsgeschwindigkeit der Nackenhaare.

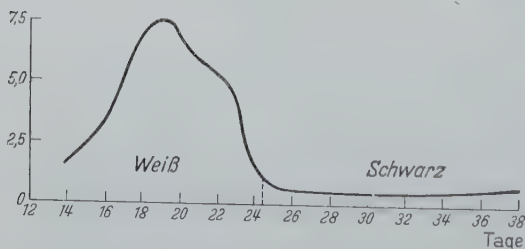


Abb. 16. Wachstumsgeschwindigkeit der Bauchhaare.

Tabelle 4 zusammengestellt. Die Kurven in den Abb. 14—16 kamen im einzelnen folgendermaßen zustande:

An bestimmten Stellen des Wildkaninchenfelles (Rücken, Nacken, Bauch) wurde durch Kahlzupfen einer Fläche Haarenubildung veranlaßt. Nach etwa 9 Tagen erscheint dann das erste Pigment in der Haut. Die ersten Haarspitzen durchbrechen die Haut nach ungefähr 12—14 Tagen. Von diesem Tage an wurde täglich ein Büschel Haare entnommen und die mittlere Länge einer bestimmten Haarsorte (Deckhaare) bestimmt. Von einer Anzahl ausgewachsener Haare

die Matrixzellen des Haares untereinander ziemlich gleichwertig sind, während die einzelnen Teile der Federmatrix (Kragen) ganz verschiedene Gebilde hervorbringen. Das Haar ist also ein mehr oder weniger lineares Gebilde und wir haben es daher hier nur mit einem einzigen Gefälle der Wachstumsgeschwindigkeit zu tun, nämlich dem in der alleinigen Wachstumsrichtung.

Die Leistung der Haarmatrix läßt sich auf 2 Wegen untersuchen: Man kann entweder die Mitosehäufigkeit in der Haarwurzel bestimmen oder die je Tag gebildete Haarsubstanz messen. Auf die Mitosezählungen komme ich später zurück, behandle hier also zunächst die Wachstumsgeschwindigkeit.

Multipliziert man die Längenzunahme des Haares je Tag mit der Dicke des gebildeten Stückes, so erhält man zunächst den Flächenzuwachs. Zur Berücksichtigung der 3. Dimension wurde der Einfachheit halber ein kreisförmiger Querschnitt angenommen und darum die halbe Haardicke quadriert und mit  $\pi$  multipliziert. Die Meßwerte für die Rückenhaare, die als Beispiel für die übrigen Fellpartien gelten können, in denen sich die Zahlen den Kurven entsprechend verhalten, sind in der

wurden ferner mit Hilfe eines Okularmikrometers von Millimeter zu Millimeter die Haardicken ausgemessen und in Abhängigkeit von der Zeit aufgetragen (Tabelle 4, Spalte 4).

Da das Wachstum der Haare nicht sprunghaft, sondern stetig verläuft, habe ich alle Kurven nach der Methode der „gleitenden Durchschnitte“ von GEBELEIN und HEITE ( $\Delta x = 3$ ) interpoliert.

Tabelle 4.  
(Wachstumsmessungen an Rückenhaaren.)

Tage nach dem Rupfen	L Längen- zuwachs etwa je 8 Messungen mm	A + L Gesamtlänge mm	d Haardicke je 4 Messungen $\mu$	$(d/2)^2 \cdot \pi \cdot L$ Volumen
12		3,0	40	
13	0,4	3,4	47	0,7
14	0,8	4,2	62	3,8
15	1,0	5,2	83	5,4
16	1,0	6,2	102	8,2
17	0,9	7,1	111	9,2
18	0,9	8,0	123	10,3
19	1,0	9,0	134	14,2
20	1,2	10,1	138	15,9
21	1,2	11,3	128	15,6
22	2,2	13,4	96	16,0
23	1,4	14,8	75	5,9
24	1,6	16,6	59	4,4
25	1,8	18,3	50	3,5
26	2,1	20,3	50	4,2
27	1,5	21,8	51	3,1
28	1,5	23,5	52	3,2
29	1,1	24,6	53	2,5
30	1,1	25,7	54	2,5
31	1,1	26,8	55	2,6
32	1,1	28,0	57	3,0
33	1,2	29,2	60	3,4
34	1,6	30,8	60	4,5
35	0,7	31,5	60	2,0
36	0,5	32,0	60	1,3
37	0,2	32,2	60	0,5

Das Ausmaß des je Tag gebildeten Haarstückes war nunmehr nach Länge und Breite bekannt. Multipliziert man das Quadrat der halben Haardicke mit  $\pi$  und mit dem täglichen Längenzuwachs, so erhält man das je Tag gebildete Haarvolumen, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit des Haares (Abb. 14, 15 und 16).

Aus den Kurven geht zunächst hervor, daß nicht die am schnellsten wachsenden Haare die kürzesten Binden haben. Die Abb. 17 (S. 150) gibt die Haarlänge in Abhängigkeit von der Zeit wieder. Man kann das Längenwachstum innerhalb der Fehlergrenzen als gleich bezeichnen. Wohl aber fällt die Bindenbildung im einzelnen Haar in die Zeit des maximalen Haarwachstums. Oberhalb einer bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit wird also von den Melanoblasten an Stelle von schwarzem Pigment gelbes gebildet. Wird dieser kritische Wert wieder unterschritten, so kehren die Melanoblasten zur Bildung von schwarzem Pigment zurück. Diese Regel gilt für alle untersuchten Haarsorten, obgleich die Wachstumskurven recht unterschiedlich sind.



Die kritische Wachstumsgeschwindigkeit, die überschritten werden muß, um die Melanoblasten zur Bildung von gelbem Pigment zu veranlassen, liegt in den einzelnen Körperregionen verschieden hoch und hat für das Bauchhaar den niedrigsten, für das Rückenhaar den höchsten Wert (Abb. 14, 15 und 16).

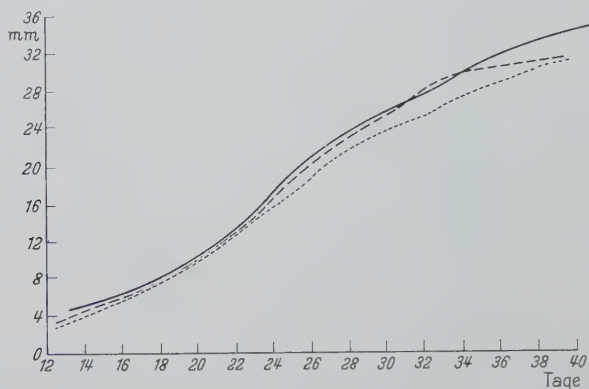


Abb. 17. Das Längenwachstum der Haare in den einzelnen Körperbereichen. --- Rücken, — Bauch, .... Nacken. Abszisse: Alter der Haare; Ordinate: Haarlänge.

## 2. Die experimentelle Beeinflussung des Haarwachstums.

Daß zwischen Bindenbildung und Haarwachstum ein Zusammenhang besteht, läßt sich auch durch experimentelle Beeinflussung des Haarwachstums zeigen. Hierzu verwendete ich Röntgenstrahlen, deren Einfluß auf die Pigmentierung des Kaninchenhaares ja schon von DANNEEL und LUBNOW 1936 untersucht wurde. Im vorliegenden Fall kam es aber darauf an, die Dosis so zu wählen, daß nur das Wachstum der Haare geschädigt wurde, nicht aber die Pigmentbildung. Ich ging daher von der Feststellung von DANNEEL und LUBNOW aus, daß die Summierung unterschwelliger Reize eine geringere Wirkung auf die Pigmententstehung hat, als die einmalige Verabfolgung der gesamten Dosis und bestrahlte die Haut während der Haarbildung periodisch mit kleineren, gleichbleibenden Dosen. So ließ sich erstens die verträgliche Gesamtdosis vergrößern und zweitens das Wachstum der Haare gleichmäßig schädigen, denn die Haardicke wurde zwar herabgesetzt, nahm aber während der Dauer der Behandlung nicht weiter ab. Zur Ausschaltung der regionalen Einflüsse wurde von 2 gerupften zum Aalstrich symmetrischen Flächen auf der Rückenmitte die eine als Kontrollfläche benutzt.

Nach orientierenden Vorversuchen wählte ich folgende Behandlung: Beginnend mit dem Tag, an dem das erste Pigment in der Haut sichtbar wurde, bis etwa 3 Tage nach Beendigung der Bindenbildung wurde die Versuchsfläche täglich mit einer Dosis von 100 r bestrahlt (Gesamtfilterung 2 mm Al; Röhrenspannung 60 kV; Stromstärke 4 mA; FHD 11 cm). Die Gesamtdosis betrug also nach 17tägiger Behandlung 1700 r.

Diese Behandlung beeinträchtigt das Längenwachstum nicht: Die Haare waren wie gewöhnlich nach 5—6 Wochen ausgewachsen und erreichten dieselbe durchschnittliche Länge wie unbehandelte Haare. Das Dickenwachstum jedoch

wurde insofern geschädigt, als periodische Einschnürungen am Haar auftraten und die Gesamtdicke verringert wurde. Eine Summierung der Effekte war jedoch nicht festzustellen. Nach Beendigung der Bestrahlung kehrten die Haare zu ihrer normalen Dicke zurück: bei der hier gewählten Dosierung ist die Störung also nur vorübergehender Art.

Die Wachstumskurven für die bestrahlten Haare und die unbehandelten Kontrollhaare sind in Abb. 18 dargestellt. Ich habe für beide Kurven das Längenwachstum der normalen Haare zugrunde gelegt.

Nach Abschluß des Versuches wurde die mittlere Bindenlänge für beide Haarsorten bestimmt.

Tabelle 5.

	Versuchsfläche	Kontrollfläche
Länge des Spitzenteils . . . .	6,1 mm $\pm$ 0,10	5,3 mm $\pm$ 0,12
Länge der Binde . . . . .	3,0 mm $\pm$ 0,09	3,5 mm $\pm$ 0,07
Anzahl der Messungen . . . .	106	97

Infolge der Bestrahlung ist also neben einer starken Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit eine statistisch gesicherte Verkürzung der Binden eingetreten. Sie beträgt etwa 16%, während sich der Spitzenteil in demselben Maße verbreitert hat.

Die Abb. 18 veranschaulicht zweierlei, nämlich 1. die starke Verzögerung des Haarwachstums durch Röntgenstrahlen. Diese wirkt sich, wie gesagt, in dem Längenwachstum kaum aus, wohl aber im Dickenwachstum der Haare. 2. Wird aus den Kurven deutlich, daß die Bindenbildung auch hier erst beginnt, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit einen bestimmten kritischen Mindestwert erreicht hat, dessen Verschiebung innerhalb der Meßgenauigkeit bleibt. Bei einer künstlichen Hemmung des Haarwachstums rücken daher die Grenzen der Binden entsprechend näher zusammen, d. h. die Binden werden schmäler.

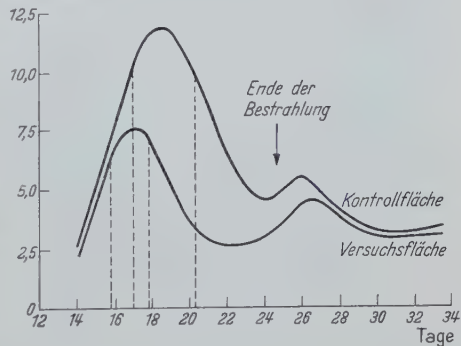


Abb. 18. Einfluß von Röntgenstrahlen auf die Wachstumskurve der Haare und die Lage der Binden.

MONTALENTI untersuchte bei den Hühnern die Wachstumsgeschwindigkeit der Federn und fand, daß sie der Bindenbreite umgekehrt proportional ist. Bei den Kaninchenhaaren hängt die Bindenbreite nicht von der Gesamtwachstumsgeschwindigkeit ab, sondern von den periodischen Schwankungen im Laufe der Haarentwicklung.

## VI. Histologie der Bindenbildung.

### 1. Histologische Grundlagen.

Zur histologischen Untersuchung des Haarpigments muß die Luft aus den Markhohlräumen des Haares verdrängt werden. Die dazu empfohlenen Flüssigkeiten greifen aber größtenteils das Pigment an, so vor allen Dingen Glycerin.

Im Glycerin löst sich das gelbe Bindenpigment und färbt die degenerierten Zellkerne gelb an. Das von früheren Autoren beschriebene gelbe tropfenförmige Pigment (SCHILLING 1939, DANNEEL 1936) ist also ein Kunstprodukt. Bei längerer Einwirkung verändern auch Alkohol, Xylol, Methylbenzoat und Tetralin den Pigmentbestand. Die besten Präparate lieferte folgende Methode: Waschen der Haare in Äther — Einlegen in Dioxan für 60 Std bei 90° — Einbetten in Balsam.

Das Haarpigment ist in das Keratin der Rinde und des Marks eingelagert. Die schwarzen Pigmentkörner der Rinde sind oval im Gegensatz zu dem mehr oder weniger kugelförmigen Markpigment.

Das Pigment der gelben Binde weicht in mehrfacher Hinsicht von demjenigen der schwarzen Haarpartien ab (Abb. 19).

1. Die Pigmentkörner sind wesentlich kleiner (etwa  $\frac{1}{4}$  des Durchmessers).

2. Die einzelnen Zellen enthalten viel weniger Pigmentkörner.

3. Die Pigmentkörner sind nicht schwarzbraun, sondern gelbbraun gefärbt.

4. Rindenpigment fehlt in der Binde.

Der Übergang von den schwarzen Teilen zur Binde erfolgt im Haar kontinuierlich, d. h. die Pigmentierung der Haarrinde hört allmählich auf, und die Körner in den



Abb. 19 a u. b. Pigmentierung des wildfarbigen Haares (600mal). a Schwarze Haarabschnitte, b gelbe Haarabschnitte.

Markzellen werden schrittweise kleiner und heller. Dabei können in einer und derselben „Markzelle“ beide Arten von Pigment samt ihren Übergangsstufen nebeneinander vorkommen.

Das Haar entsteht, wie schon erwähnt wurde, vom Grunde einer Epidermiseinsenkung (Follikel) aus, die je nach dem Haartyp mehr oder weniger tief in das Corium hineinragt, und mit ihrem unteren Ende, der Haarwurzel, eine bindegewebige Papille umfaßt (Abb. 20). Eine Gewebeschicht, die sehr wenig Plasma enthält und die der unteren Hälfte der Papille ringsherum anliegt, liefert durch Proliferation sämtliche Teile des Haares. Diese „Matrix“ gleicht in Gestalt und Anordnung völlig dem stratum cylindricum der Epidermis, von dem sie ja auch abstammt, und liefert je nach ihrer Lage in der Haarwurzel die Haarkutikula, die Haarrinde und das Haarmark. Aus der Anordnung und dem Aussehen der Zellen sowie aus der Tatsache, daß sich etwa 80% aller Mitosen in der unteren Hälfte der Haarwurzel finden, folgt, daß die Keimschicht des Haares nur bis zur halben Höhe der Papille hinaufreicht (s. Abb. 20). Oberhalb dieser Zone beginnt bereits die Differenzierung, und man kann hier schon die einzelnen Schichten des Haares deutlich an der Form ihrer Kerne erkennen. Die Haar-



kutikula besitzt sehr langgestreckte, im Querschnitt kleine, runde Kerne, die Haarrinde spindelförmige, linear angeordnete Kerne, das Haarmark große, unregelmäßig kugelförmige Kerne (Abb. 20 und 21).

Während man bis vor kurzem noch der Ansicht war, das Haarpigment entstehe in den Matrixzellen des Haarmarks und der Haarrinde selbst, wissen wir heute durch die Untersuchungen von RAWLES (1947), CHASE (1949), BILLINGHAM (1949) u. a., daß das Pigment in besonderen Zellen, sog. Melanoblasten, gebildet wird, die oberhalb der Matrixzellen liegen (Abb. 20) und ursprünglich von embryonalem Nervengewebe (Ganglienleiste)

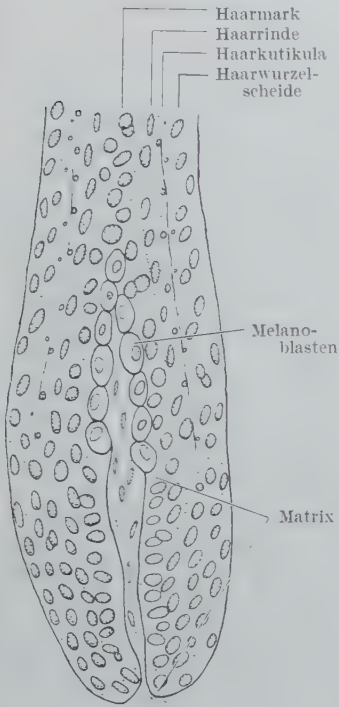


Abb. 20.

Abb. 20. Aufbau einer albinotischen Haarwurzel. Halbschematisch.

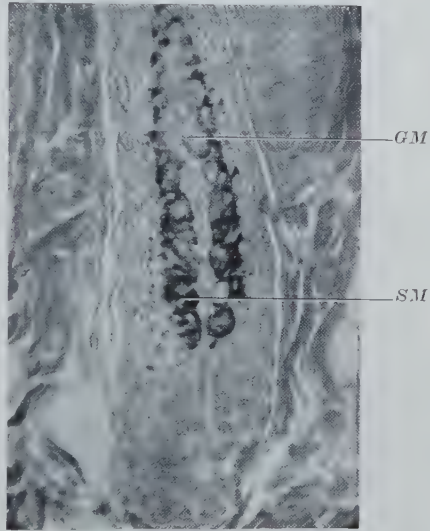


Abb. 21.

Abb. 21. Photographie einer Haarwurzel im Übergang von Gelb nach Schwarz (Färbung nach HANSEN 160mal). GM Gelbe Melanoblasten, SM schwarze Melanoblasten.

abstammen. Die Melanoblasten bilden, wie man sieht, einen geschlossenen Kegel über der Papillenspitze. Ihr Durchmesser ist etwa 2—4mal so groß wie der der Matrixzellen. Die Kerne dagegen sind nicht vergrößert, zeichnen sich aber durch eine deutlich schwächere Feulgenreaktion aus.

Eine genaue Beschreibung dieser Zellen wurde 1948 von BILLINGHAM für die menschliche Haut gegeben. Er nannte sie wegen ihrer verzweigten Ausläufer „dendritic cells“, weil er unter diesem Begriff die farblosen Melanoblasten der Albinos mit erfassen wollte. Die Melanoblasten der Kaninchenhaare besitzen zwar ebenfalls Ausläufer, die aber ihrer geringen Anzahl und Länge wegen früher der Beobachtung entgangen sind. Die Oberfläche der Melanoblasten ist nach der Papille zu völlig glatt. Die pigmentbildenden Zellen sind aber an ihrer Größe und an ihrem Plasmareichtum leicht zu erkennen.

BILLINGHAM wies nach, daß alle Pigmentbildung in der menschlichen Epidermis primär an Melanoblasten gebunden ist. Dieser Befund trifft auch für das Kaninchen zu. Das Pigment, das sich vor allem an der Peripherie der Melanoblasten findet, wird offenbar vermittels der Ausläufer an die vorbeiwandernden Haarzellen abgegeben.

## *2. Histologische Untersuchungen über den Pigmentwechsel in den Melanoblasten.*

*a) Methodik.* Für histologische Untersuchungen über das schwarze und das gelbe Pigment sowie über die Vorgänge, die sich bei der Bindenbildung in der Haarwurzel abspielen, eignet sich besonders die Haut schwarzwilder Jungtiere, weil sie sehr zart ist und daher die Herstellung dünner Schnitte erlaubt; außerdem weiß man, daß die Bindenbildung bei neugeborenen Tieren ziemlich genau 4 Tage nach der Geburt einsetzt. Bei älteren Tieren, bei denen die Haarneubildung durch Rupfen ausgelöst werden kann, beginnt die Bindenbildung dagegen erst nach 12—14 Tagen. In beiden Fällen kann man durch tägliche Kontrollen auch das Auftreten der ersten hellen Haarwurzeln feststellen. Da die Bindenbildung nicht in allen Haaren gleichzeitig einsetzt, findet man in diesem Stadium auf ein und demselben Schnitt nebeneinander Haarwurzeln, die gelbes Pigment bilden, solche, in denen noch schwarzes Pigment entsteht und dazwischen alle Übergänge. Man hat also auf solchen Präparaten immer auch Kontrollhaare zur Verfügung, was besonders für histochemische Reaktionen wichtig ist.

Für Übersichtsbilder lieferte die Dreifachfärbung nach HANSEN (Eisentrionyhmätem-Pikrofuchsin) nach Kaformacetfixierung gute Ergebnisse. Für spezielle Untersuchungen wurden ferner folgende Reaktionen herangezogen: 1. die Feulgenfärbung zur Auszählung der Mitosen, 2. die Silberreaktion nach FONTANA an mit Bleiacetatformol fixierten Schnitten, 3. die Diazokupplungsreaktion mit Echtrotsalz nach CLARA an Gefrierschnitten, 4. die Nachweisreaktion auf SH-Gruppen nach CHÈVREMONT und FRÉDÉRIC. Auf die Bedeutung der letztgenannten Reaktionen werde ich später genauer eingehen.

*b) Ergebnisse.* Die Untersuchungen ergaben zunächst, daß die Umwandlung von Schwarz nach Gelb nicht in allen Melanoblasten eines Follikels gleichzeitig erfolgt. Sie beginnt vielmehr bei denjenigen Melanoblasten, die am weitesten unten liegen, während die Melanoblasten an der Spitze der Papille erst später mit der Gelbbildung beginnen. Der Übergang von Gelb zu Schwarz nach Ablauf der Bindenbildung spielt sich in derselben Richtung ab.

Der Umschlag von Schwarz zu Gelb und umgekehrt erfolgt in den einzelnen Pigmentzellen kontinuierlich, doch findet man in einer und derselben Zelle nie verschiedene Pigmente nebeneinander, sondern nur jeweils ein einheitliches Stadium. Daraus folgt, daß der Einfluß, der die Bindenbildung auslöst, successive stärker wird und ebenso allmählich nach Abschluß der Bindenbildung wieder abklingt, daß er aber die ganze Zelle gleichmäßig erfaßt.

In den Melanoblasten kann man die allmähliche Aufhellung und Verkleinerung der Pigmentkörner deutlich verfolgen, dagegen bleibt die Anzahl der Pigmentkörner je Zelle hier anscheinend unverändert. Die Abnahme der Pigmentdichte

im fertigen Haar beruht also offenbar nicht auf einer geringeren Tätigkeit der Melanoblasten, sondern darauf, daß sich die Matrixzellen während der Bindenbildung schneller teilen und so je Zelle weniger Pigment mitbekommen. Daß sich dies so verhält, folgt schon aus den im V. Kapitel mitgeteilten Befunden. Die direkte Auszählung der Mitosen bestätigte dieses Ergebnis. Gezählt wurden die Mitosen in vergleichbaren Haarwurzeln auf 12  $\mu$  dicken Schnitten während und nach der Bindenbildung. Im Durchschnitt finden sich in gelben Haarwurzeln 7,8 Mitosen ( $m = \pm 0,5$ ) und in schwarzen Haarwurzeln 5,0 Mitosen ( $m = \pm 0,3$ ). Die Anzahl der ausgezählten Haarwurzeln betrug je 29.

Während die einzelnen Melanoblasten zu jeder Zeit jeweils nur eine Sorte von Pigment bilden, findet man im fertigen Haar, wie gesagt, in den Übergangszonen zwischen dem Spitzenteil und der Binde und zwischen der Binde und der Basis Zellen, die nebeneinander schwarze und gelbe Pigmentkörner sowie alle Zwischenstufen enthalten. Die in Abb. 21 photographierte Haarwurzel, die sich gerade im Übergang von Gelb nach Schwarz, also von der Binde zur Basis befindet, veranschaulicht diese Verhältnisse. Die oberen Melanoblasten bilden noch gelbes, die unteren schon wieder schwarzes Pigment. Die Haarzellen in Höhe der Papillenspitze enthalten jedoch beide Sorten von Pigment nebeneinander. Sie sind also schneller an den Melanoblasten vorbeigewandert als die Umstellung der Melanoblasten vor sich gegangen ist. Sie erhielten daher im unteren Teil der Haarwurzel schwarzes Pigment, während sie im oberen noch zusätzlich mit gelbem beladen wurden. Die Haare wachsen während der Bindenbildung so schnell, daß das von den Melanoblasten abgegebene Pigment die äußersten Haarschichten nicht mehr erreicht. Die Haarrinde bleibt also in der Binde unpigmentiert.

Da es bisher nicht gelungen ist, die Pigmente, die zur Gruppe der Melanine gehören, zu isolieren, kann man über ihre chemische Natur und ihr Verhältnis zueinander keine endgültigen Aussagen machen, doch liefert ihr histochemisches Verhalten einige Anhaltspunkte.

Die beiden Pigmente des wildfarbigen Haares sind keinesfalls miteinander identisch; der unterschiedliche Farbton wird also nicht etwa durch eine verschiedene Verteilung oder Verdünnung desselben Pigments hervorgerufen. Das schwarze Pigment des Wildkaninchens gibt nämlich eine positive Silberreaktion. Diese Reaktion weist bekanntlich Substanzen nach, die auch ohne Mitwirkung eines Reduktionsmittels ammoniakalische Silbernitratlösung (FONTANASche Lösung) reduzieren, nämlich nach LISON (1931) o- und p-Polyphenole und Aminophenole. Im Gegensatz zu den schwarzen Pigmenten reagiert das gelbe Pigment der Binde nicht mit ammoniakalischer Silbernitratlösung. Die Reaktion wurde nach der von MASSON 1923 angegebenen Methode vorgenommen. Die abgebildete Haarwurzel (Abb. 22) befindet sich gerade im Übergang von Gelb nach Schwarz. Das Pigment der unteren, schwarzen Melanoblasten ist durch den Silberniederschlag geschwärzt worden, das der oberen, gelben Melanoblasten nicht. Die Reaktion ist merkwürdigerweise alternativ, d. h. sie wird von einer bestimmten Korngröße ab sprunghaft positiv. Die Methode ermöglichte übrigens auch einen Vergleich der gelben Pigmente verschiedener Rassen. Dabei stellte sich heraus, daß die gelben Pigmente der Thüringer-, Japaner- und sandfarbenen Kaninchen sich



ohne weiteres durch ammoniakalische Silbernitratlösung schwärzen lassen. Das gelbe Pigment des wildfarbigen Haares ist also nicht nur von dem schwarzen Pigment des Wildkaninchens, sondern auch von allen anderen gelben Pigmentarten chemisch verschieden. Für das Thüringerpigment war dies auch zu erwarten, da es sich auch hinsichtlich der Kälteschwärzbarkeit von dem Bindenpigment unterscheidet. Die Melanoblasten des Thüringers können nämlich durch einen Kältereiz veranlaßt werden, an Stelle von gelbem Pigment schwarzes zu

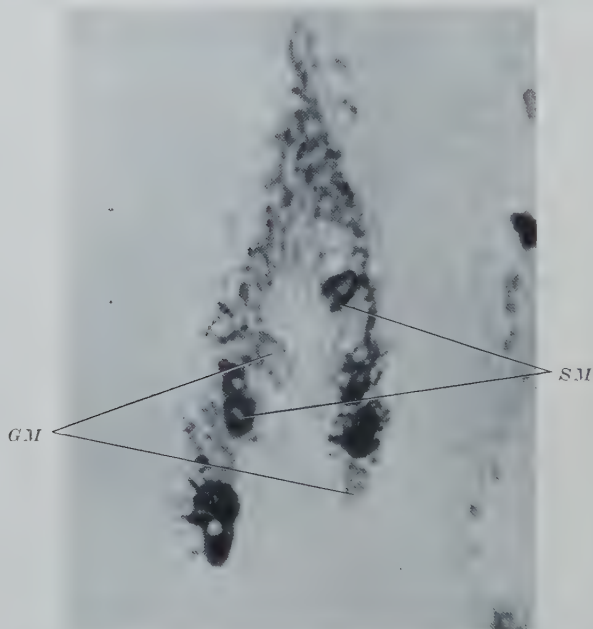


Abb. 22. Silberreaktion nach Masson (370mal). *GM* Gelbe Melanoblasten, *SM* schwarze Melanoblasten.

bilden. Bei den Melanoblasten des Wildkaninchens ist dies während der Bindenbildung nicht möglich (Kosswig 1927).

Die beiden Pigmente des gebänderten wildfarbigen Haares unterscheiden sich ferner in ihrem Verhalten gegenüber der Diazokupplungsreaktion nach LISON (1931), die als Nachweis auf Monophenole verwendet wird. Ich habe die von CLARA 1934 ausgearbeitete Methode mit Echtrotsalz benutzt, aber nicht Paraffin, sondern Gefrierschnitte verwandt. Das gelbe Bindenpigment färbt sich mit dieser Methode leuchtend rot an, während das schwarze nicht reagiert.

Nach LISON sind sowohl die Silberreaktion wie die Diazokupplungsreaktion spezifisch. Das gelbe Wildpigment verhält sich histochemisch danach wie ein Monophenol (Diazokupplungsreaktion), das schwarze wie ein Polyphenol (Silberreaktion).

Da wir seit HAGEBOOM und ADAMS (1942) wissen, daß das Pigment der Säugetiere nicht aus vorgebildetem Dioxyphenylalanin, sondern entsprechend dem RAPERschen Schema aus Tyrosin entsteht, könnte man annehmen, daß bei der Bildung des gelben Pigments entweder die Umwandlung des Tyrosins in ein Dioxyphenol überhaupt unterbleibt, oder

daß zwar eine Umwandlung des Tyrosins in Dioxyphenylalanin erfolgt, daß aber bei der darauf folgenden Kondensation eine Hydroxylgruppe für die Silberreaktion unzugänglich wird.

In einer neueren Arbeit wies FOSTER 1951 darauf hin, daß gelbes Pigment in der Mäusehaut auch aus Tryptophan entstehen könne. Die Frage, ob Tryptophan als Chromogen für das Bindenpigment in Betracht kommt, bedarf noch der Klärung.

### *3. Die Hemmung der Pigmentbildung durch Glutathion und dessen Bedeutung für die Bindenbildung.*

Daß in der Kaninchenhaut ein Hemmstoff enthalten ist, der die Pigmentbildung verhindert, wissen wir schon seit einiger Zeit. DANNEEL und SCHAUMANN (1938) fanden nämlich, daß Extrakte aus Kaninchenhaut nicht nur die fermentative Oxydation von Dioxyphenolen blockieren, sondern auch deren autoxydative Umwandlung in Melanin. Da sich der wasserlösliche Stoff durch Absättigung mit Sauerstoff reversibel ausschalten ließ, vermuteten die Autoren, daß es sich um eine Redoxverbindung handle. ROTHMAN und Mitarbeiter untersuchten später (1949) in mehreren Arbeiten die Wirkung des Glutathions auf die Pigmentbildung in vitro. Glutathion hemmt von einer bestimmten Konzentration an die Pigmentbildung und geht dabei von seiner reduzierten R—SH-Form in die oxydierte R—S—S—R-Form über, verhindert also durch Konkurrenz die Oxydation von Chromogen zu Pigment. Wir konnten diese Beobachtung im Reagensglasversuch für die Tyrosin-Tyrosinase-Reaktion bestätigen.

Aus diesen Befunden ergab sich die naheliegende Frage, ob der von DANNEEL und SCHAUMANN in Hautextrakten gefundene Hemmstoff mit Glutathion identisch war und ob sich etwa vorhandene Schwankungen im Glutathiongehalt der Haut auf die Art des gebildeten Pigments auswirken.

Zur Prüfung dieser Frage unterwarf ich zunächst Hautschnitte, auf denen gelbe und schwarze Haarwurzeln zu sehen waren, dem Glutathionnachweis nach CHEVREMONT und FRÉDÉRIC, der darauf beruht, daß SH-Gruppen eine Lösung von Ferrisulfat zu Berliner Blau reduzieren. Der positive Ausfall der Reaktion zeigt sich durch eine blaue Färbung an.

Das Ergebnis eines solchen Versuches zeigt die Abb. 23. Die Melanoblasten in der in Abb. 23a dargestellten Haarwurzel befinden sich gerade im „gelben“ Zustand. Sie haben sich intensiv grünblau angefärbt. Zur Kontrolle ist in Abb. 23b eine benachbarte „schwarze“ Haarwurzel abgebildet, in deren Melanoblasten die entsprechende Färbung fehlt. Noch deutlicher als in der Schwarz-Weiß-Photographie zeigt sich der Unterschied im Präparat selbst.

Der quantitative Nachweis des Glutathions in der Haut bereitet einige Schwierigkeiten. 1. geht bei der Herstellung der Extrakte das Glutathion nicht immer quantitativ in Lösung, und 2. findet sich auch außerhalb der Melanoblasten Glutathion in der Haut, so vor allen Dingen in der Verhornungszone der Haare. Man muß also stets Haut von derselben Körperregion verwenden und das Ergebnis auf die Gewichtseinheit beziehen, um diesen Fehler auszuschalten.

Die zum quantitativen Nachweis des Glutathions in Extrakten ausgearbeitete Methode beruht auf der Farbreaktion mit Nitroprussidnatrium. Von den Hautstücken wird vor der Verarbeitung sowohl das Gewicht, wie auch die Fläche bestimmt, um das Ergebnis auf beide Größen beziehen zu können. Danach wird die Haut mit 2 cm<sup>3</sup> 10%iger Trichloressigsäure und 1 cm<sup>3</sup> n-KCN zur Stabilisierung des reduzierten Glutathions versetzt, zerschnitten und mit Quarzsand im Mörser zerrieben. Nach etwa 1 Std filtriert man und bringt das Filtrat mit 2%iger Ammoniaklösung auf p<sub>H</sub> 10,0. Schließlich werden 2 cm<sup>3</sup> einer 10%igen

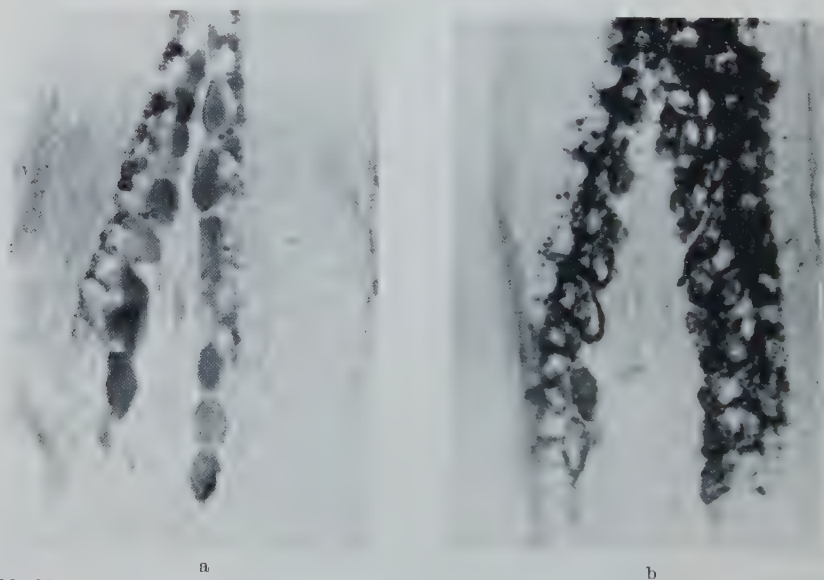


Abb. 23 a u. b. Nachweisreaktion auf SH-Gruppen nach CHÈVREMONT und FRÉDÉRIC (550mal).  
a Während der Bildung von gelbem Pigment, b während der Bildung von schwarzem Pigment.

Nitroprussidnatriumlösung zugegeben und die Filtrate mit Glykokollpuffer (p<sub>H</sub> 10,0) auf 12 cm<sup>3</sup> aufgefüllt. Die Stärke der Farbreaktion bestimmte ich im Kauhausen-Kolorimeter bei monochromatischem grünen Licht (Hg-Linie 5461 Å).

Da die Färbung sehr unbeständig ist, muß man nach einer bestimmten möglichst kurzen Zeit messen. Ferner ist das p<sub>H</sub>-Optimum von 10,0 genau einzuhalten, weil eine Veränderung um 0,2 p<sub>H</sub>-Einheiten den Meßwert bereits um 1,5% herabsetzt. An Hand einer mit synthetischem Glutathion angefertigten Eichkurve kann man den Gehalt an Glutathion direkt ablesen.

Daß durch den beschriebenen Nachweis wirklich Glutathion und nicht etwa eine andere reduzierende Substanz wie Methionin, Ascorbinsäure, Cystein usw. erfaßt wird, erhellt aus der papierchromatographischen Analyse: Verwendet wurde für die eindimensionale aufsteigende Methode das Papier 2043b von SCHLEICHER und SCHÜLL und Butanol-Eisessig als Lösungsmittel in KCN-gesättigter Atmosphäre. Dabei stimmte der R<sub>F</sub>-Wert des Extraktes — es ergab sich nur ein einziger Fleck — genau mit dem der Glutathion-Kontrolle überein (0,11).



Die Glutathionbestimmungen wurden an schwarzwilden Jungtieren vom 2. bis zum 6. Tag nach der Geburt durchgeführt. Dabei ergab sich, daß der Glutathiongehalt am 4. und 5. Tag höher ist als an den anderen Tagen, d. h. daß zur Zeit der Bindenbildung die Haut mehr Glutathion enthält. Die gefundene Menge Glutathion betrug je Gramm Hautgewebe:

Alter	2	3	4	5	6	Tage
mg Glutathion	0,17	0,21	0,34	0,36	0,33	

Aus Mangel an geeigneten Versuchstieren konnte ich aber bisher noch keine statistisch gesicherten Werte erzielen. Die Untersuchungen müssen daher später wieder aufgenommen werden.

## VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Kennzeichnend für die Wildfarbigkeit ist das gebänderte Haar, dessen Muster dadurch zustande kommt, daß in der Haarwurzel abwechselnd gelbes und schwarzes Pigment gebildet wird.

2. Die Wildfarbigkeit beruht genetisch auf der Wirkung des Erbfaktors  $A$ , dessen rezessives Allel  $a$  Einfarbigkeit nach sich zieht. Ein weiteres Allel  $a'$  (Loh) derselben Reihe führt zu einem intermediären Erscheinungsbild. Die Dominanz von  $A$  über  $a$  ist unvollständig.

3. Die Länge der Binden ist in den verschiedenen Haaren, aus denen sich das Kaninchenfell zusammensetzt (Leithaare, Grannenhaare, Wollhaare), und in den einzelnen Körperregionen verschieden. Vom Rücken zum Bauch hin werden die Binden immer breiter und heller; sie sind schließlich farblos und nehmen den ganzen oberen Teil des Haares ein (Abb. 2). Der Bauch der Wildtiere sieht infolgedessen von außen betrachtet weiß aus (Abb. 3). Parallel mit der Reduktion des gelben Bindenpigmentes nimmt die Menge des nachweisbaren Fermentes vom Rücken zum Bauch hin ab. Da auch die Allele des Intensitätsfaktors  $C$  ( $c^{ch}$ ,  $c^h$ ,  $c$ ), die in der angegebenen Reihenfolge die Fermentbildung herabsetzen, das gelbe Pigment unterdrücken, ist ein Kausalzusammenhang wahrscheinlich. Das gilt nicht für die Bindenlänge, die von den Allelen der  $C$ -Serie nicht beeinflußt wird.

4. Die regionalen Unterschiede in der Bindenlänge beruhen auf dem Vorhandensein eines Fellmusters (Abb. 5—7), das sich auch im Verlauf des Haarwechsels (Abb. 9) und in der Hautdicke bemerkbar macht.

5. Gelbes Bindenpigment wird nur dann gebildet, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit des Haares ein Maximum erreicht (Abb. 14ff.) Sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit unter einen bestimmten Schwellenwert ab, so entsteht wieder schwarzes Pigment. Die Höhe dieser Schwelle ist in den verschiedenen Körperbereichen verschieden.

6. Eine künstliche Hemmung des Haarwachstums durch Röntgenstrahlen hat daher eine Verkürzung der Binde zur Folge (Abb. 18), die der Ausdehnung der schwarzen Haarabschnitte zugute kommt, da das bestrahlte Haar zwar dünner, nicht aber kürzer ist als ein entsprechendes unbehandeltes Haar.

7. Das Haarpigment wird von bestimmten Zellen der Haarwurzel gebildet, den Melanoblasten, die der Papille kappenförmig aufsitzen. Die weiter unten liegenden Matrixzellen liefern durch fortgesetzte Teilung die Zellen des Haares, die an den Melanoblasten vorbeiwandern und dabei mit Pigment beladen werden.

8. Während der Bindenbildung wird von denselben Melanoblasten, die vorher schwarzes Pigment produzierten, gelbes Pigment gebildet. Es ist kleiner, weniger zahlreich und heller als das schwarze und fehlt in der Haarrinde.

9. Beim Pigmentwechsel enthält die Haarwurzel schwarze und gelbe Melanoblasten sowie alle Übergangsformen nebeneinander. Die einzelne Pigmentzelle bildet jedoch in jedem Augenblick nur eine Sorte von Pigment (Abb. 21).

10. Das gelbe Pigment der Wildbinde gibt keine Silberreaktion (Abb. 22), wohl aber die Diazokupplungsreaktion, verhält sich also histochemisch wie ein Monophenol und unterscheidet sich dadurch von allen anderen Pigmentsorten der Kaninchenhaare, sowohl den schwarzen wie den gelben, die ihrem Verhalten nach Polyphenole sind.

11. Histochemische Untersuchungen an Schnitten, sowie Glutathionbestimmungen in Hautextrakten liefern Anzeichen dafür, daß während der Bindenbildung der Gehalt der Haut an Glutathion erhöht ist.

12. Aus diesen Beobachtungen ergeben sich Rückschlüsse auf das Zustandekommen der Agutizeichnung, die in der Diskussion der Ergebnisse erörtert sind.

### VIII. Diskussion der Ergebnisse.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen bestätigen die von DANNEEL schon 1948 geäußerte Ansicht, daß die Agutizeichnung auf dem Zusammenreffen der Wirkung des Gens *A* mit bestimmten musterbildenden Faktoren beruht, also zum Teil ein Problem der Genmanifestation ist. Die musterbildenden Faktoren sind zwar bei allen Kaninchen vorhanden, wirken sich aber nur bei den wildfarbigen Tieren aus, weil nur hier die Genwirkung hinsichtlich ihrer Intensität so abgestimmt ist, daß sie mit den räumlichen und zeitlichen Schwankungen in der Ansprechbarkeit der Melanoblasten reagiert.

Die besondere Zeichnung des Wildkaninchens beruht ja darauf, daß 1. in den Haaren helle Querbinden entstehen und daß 2. diese Binden vom Rücken zum Bauch hin immer breiter und zugleich immer heller werden.

Die Erklärung der beiden letztgenannten Erscheinungen bietet keine Schwierigkeiten mehr.

Die Aufhellung der Binden ist nämlich sicher eine Frage der vom Rücken zum Bauch hin nachweislich absinkenden Fermentproduktion. Denselben Effekt hat daher der Ersatz des Erbfaktors *C* durch seine Allele: mit nachlassender Fermentbildung läßt auch hier die Intensität der gelben Färbung rasch nach.

Die Länge der Binden hängt natürlich davon ab, ob der Umschlag schwarz-gelb bzw. gelb-schwarz früher oder später eintritt. Maßgebend ist dafür, wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, 1. die Wachstumsgeschwindigkeit der

Haare und 2. die Reaktionsbereitschaft der Melanoblasten hierauf. Beide sind regional verschieden.

Aufhellung und Verbreiterung der Binden hängen dagegen nicht notwendigerweise zusammen, denn die Allele der C-Serie, die eine Aufhellung der Binden bewirken, beeinflussen die Bindenbreite nicht, während umgekehrt in der Nackenregion des Wildkaninchens zwar eine Verbreiterung aber keine Aufhellung der Binden erfolgt.

Der Erbfaktor A bewirkt also in erster Linie, daß überhaupt Binden entstehen, nicht aber welche Breite und Farbe sie haben. Über die Wirkungsweise des Gens A wissen wir praktisch noch nichts, doch hat DANNEEL 1948 bereits darauf hingewiesen, daß die Bindenbildung nur verständlich ist, wenn man annimmt, daß A die Entstehung eines Aktivators soweit herabsetzt, bzw. diejenige eines Hemmstoffs soweit heraufsetzt, daß nunmehr zeitliche Schwankungen in der Bereitschaft der Melanoblasten zur Pigmentbildung sichtbar werden, die bei a-Tieren nicht zutage treten.

Die Richtigkeit dieser Hypothese läßt sich natürlich experimentell prüfen. Möglicherweise wird dabei das in der Haarwurzel des Wildkaninchens periodisch auftretende Glutathion eine entscheidende Rolle spielen.

### Literatur.

- BECKER, K.: Untersuchungen über das Wachstum und das Farbmuster der Mollusken-schale. *Biol. Zbl.* **68** (1949). — Haarwechselstudien an Wanderratten. *Biol. Zbl.* **71** (1952). — BILLINGHAM, R.: Dendritic cells. *J. of Anat.* **82** (1948). — CHASE, H.: Greying of hair. I. Effects produced by single doses of x-rays on mice. *J. of Morph.* **84** (1949). — CHEVREMONT et FRÉDÉRIC: Une nouvelle méthode histochemique de mise en evidence des substances á fonction sulfhydryle. *Archives de Biol.* **54** (1943). — DANNEEL, R.: Die Entwicklung der Haare bei der Ratte. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **20** (1931). — Die Färbung der Kaninchenrassen und ihre histogenetischen Grundlagen. *Z. Vererbungslehre* **71** (1936). — Phänotypische Untersuchungen über die Haar- und Fellzeichnung des Wildkaninchens. *Biol. Zbl.* **66** (1947). — Haarzeichnung und Fellmuster des Wildkaninchens. *Verh. d. Dtsch. Zoologen in Kiel* 1948. — DANNEEL, R., u. E. LUBNOW: Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. II. *Biol. Zbl.* **56** (1936). — DANNEEL, R., u. K. SCHAUMANN: Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. III. *Biol. Zbl.* **58** (1938). — DRY, W.: The aguti coloration of the mouse and the rat. *J. Genet.* **20** (1928). — ENGELSMEIER, W.: Nachweis der alternativen Modifikabilität der Haarfärbung beim Russenkaninchen. *Z. Vererbungslehre* **66** (1935). — Einfluß der Temperatur auf die Ausfärbung der Haare bei Kaninchen verschiedener Rassen. *Z. Vererbungslehre* **73** (1937). — FOSTER, M.: Enzymatic studies of pigment-forming abilities in Mouse skin. *J. of Exper. Zool.* **177** (1951). — FRAPS and M. JUHN: Developmental analysis in plumage. *Physiologic. Zool.* **9** (1936). — GEBELEIN, H., u. H. HEITE: Statistische Urteilsbildung. Berlin: Springer 1951. — HAGEBOOM, G., and M. ADAMS: Tyrosinase in mammalian skin. *J. of Biol. Chem.* **145** (1942). — HENKE, K.: Entwicklung und Bau tierischer Zeichnungsmuster. *Verh. dtsh. zool. Ges.* **1936**. — Die rhythmische Musterbildung und die Bedingungen des Saisondimorphismus bei der Stockente. *Biol. Zbl.* **59** (1939). — JUHN, M.: Emergence orders and growth rates in the juvenile plumage of the brown Leghorn. *J. of Exper. Zool.* **77** (1938). — JUHN, M., FAULKNER and GUSTAVSON: The correlation of rates of growth and hormon threshold in fowls. *J. of Exper. Zool.* **58** (1931). — KOSWIG, C.: Über die Vererbung und Bildung von Pigment beim Kaninchen. *Z. Vererbungslehre* **45** (1927). — LISON, L.: Recherches histo-chimiques sur les phenols et leurs dérivés. *Archives de Biol.* **41** (1931). — MONTALENTI, G.: A physiological analysis of the barred pattern in the Plymouth Rock feathers. *J. of Exper.*



Zool. **69** (1934). — NACHTSHEIM, H.: Vom Wildtier zum Haustier. Berlin: Metzner 1936. — RAWLES, M.: The origin of the pigment cells from the neural crest in the mouse embryo. *Physiologic. Zool.* **20** (1947). — ROTHMAN, S., H. KRYSA and A. SMILJANIK: Inhibitory action of human epidermis on melanin formation. *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.* **62** (1946). — SCHILLING, L.: Untersuchungen zur Variabilität der Meerschweinchenhaare und ihrer Pigmente. *Z. Vererbungslehre* **76** (1939). — SCHULTZ, W.: Verhalten der einzelnen Färbungsgene zur Dopareaktion bei Kaninchen. *Roux' Arch.* **105** (1925). — TOLDT, K.: Über eine beachtenswerte Haarsorte bei Säugetieren. *Ann. naturhist. Hofmuseum Wien* **24** (1910). — Beiträge zur Behaarung der Säugetiere. *Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr.* **33** (1912). — ZIMMERMANN, H., and TH. KORNBLEET: The development of epidermal pigmentation in the negro fetus. *J. Invest. Dermat.* **11** (1948).

Dr. GÜNTER CLEFFMANN, Bonn, Zoologisches Institut.

---



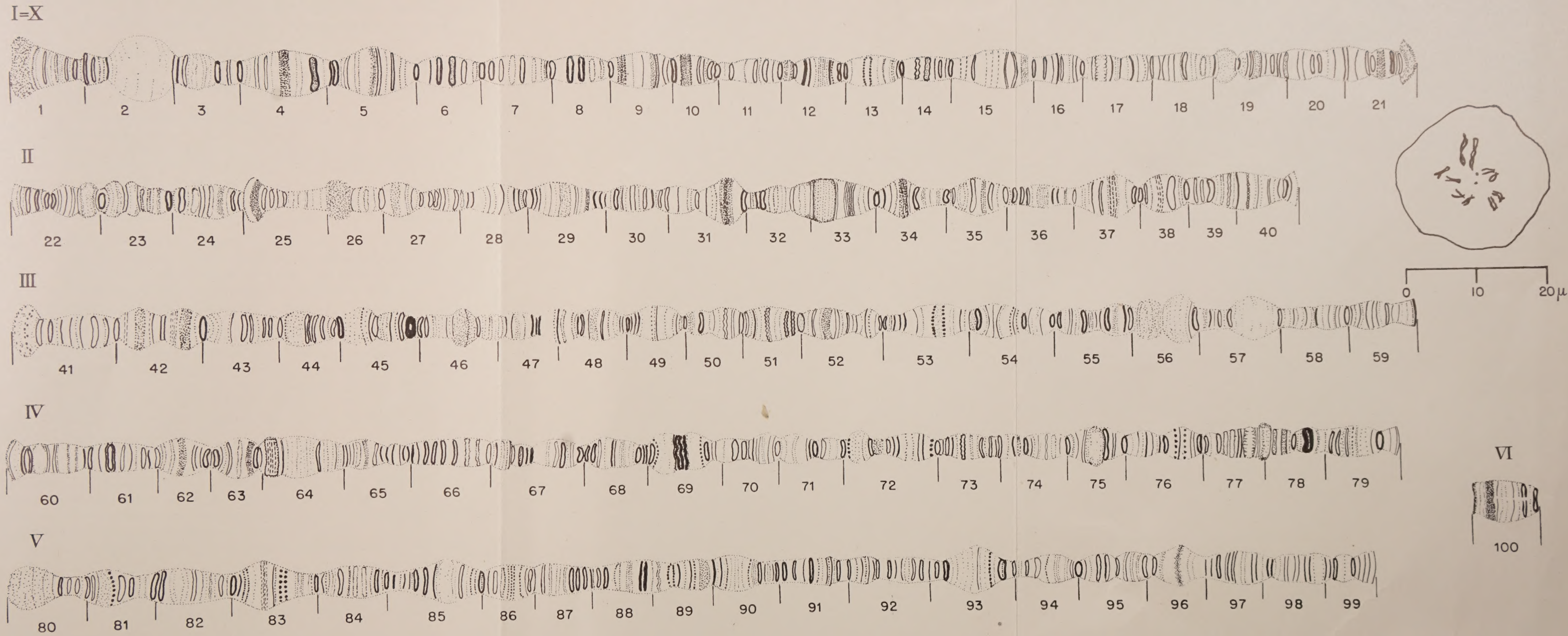


Plate 1. The salivary gland chromosomes of *Drosophila guaramunu*.







## Band 85

## Inhalt

## 1. Heft

	Seite
DANKO BENCIC, J., Chromosomal variation in natural populations of <i>Drosophila guaramunu</i> . With 7 figures in the text and 1 plate. . . . .	1
BRÜCHER, H., Über das natürliche Vorkommen von Hybriden zwischen <i>Solanum simplicifolium</i> und <i>Solanum subtilius</i> im Aconquija-Gebirge. Mit 3 Textabbildungen	12
LEHMANN, E., Kurze Betrachtungen zu einigen Grundproblemen der Epilobium-genetik. . . . .	20
ESSER, K., Genomverdopplung und Pollenschlauchwachstum bei Heterostylen. Mit 3 Textabbildungen. . . . .	28
SCHWARTZ, V., Zur Phänogenese der Flügelzeichnung von <i>Plodia interpunctella</i> . Mit 24 Textabbildungen . . . . .	51
HARTE, C., Untersuchungen über Gononkonkurrenz und Crossig-over bei spaltenden <i>Oenothera</i> -Bastarden . . . . .	97
LAVEN, H., Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmücken ( <i>Culicidae</i> ) und ihre Deutung als plasmatische Vererbung. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	118
CLEFFMANN, G., Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkungsweise des Agutifaktors. Mit 23 Textabbildungen . . . . .	137

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

### Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt Korrekturkosten nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B. SAX, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. *Genetics* 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.



## Ergebnisse der Physiologie

**biologischen Chemie und experimentellen Pharmakologie.**

Herausgegeben von **O. Kray**-Boston, **E. Lehnartz**-Münster i. W., **A. v. Muralt**-Bern, **F. H. Rein**-Heidelberg.

Siebenundvierzigster Band. Mit 277 Abbildungen und 1 Bildnis. XX, 656 Seiten.  
1952. Steif geheftet DM 98.—

Inhaltsverzeichnis: Nachruf auf Professor Dr. O. Meyerhoff. Von A. v. Muralt-Bern. — Über „Reizgesetze“ und unsere Vorstellungen von den Vorgängen bei der Erregung des Nerven. Von H. Lullies-Homburg/Saar. — The local responses of axons. By A. Rosenbluth-Mexico. — Bau und Funktion isolierter markhaltiger Nervenfasern. Von R. Stämpfli-Bern. — Physiologie der Thermoreception. Von H. Hensel-Heidelberg. — Kontraktion, ATP-Cyklus und fibrilläre Proteine des Muskels. Von H. H. Weber und H. Portzehl-Tübingen. — Muskelelastizität. Von H. Reichel-München. — Les Sensibilisateurs au Potassium. Par M. Goffart et Z. M. Bacq-Liège (Belgien). — Namen- und Sachverzeichnis.

## Einführung in die chemische Physiologie

Von Professor Dr. **Emil Lehnartz**, Direktor des Physiol.-chem. Instituts der Universität Münster/W. Zehnte Auflage.

Mit 119 Textabbildungen. XV,

549 Seiten. 1952.

Ganzleinen DM 39.60

Inhaltsübersicht: **Die chemischen Bausteine des Körpers:** Kohlenhydrate. Fette, Wachse, Phosphatide und Cerebroside. Sterine und Gallensäuren. Carotinoide. Eiweißkörper. Nucleinstoffe. Pyrrolfarbstoffe. Anorganische Stoffe. — **Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Organtätigkeit:** Diffusion und Osmose. Elektrolytische Dissoziation. Wasserstoffionenkonzentration. Pufferung. Ampholyte. Grenzflächenerscheinungen. Kolloide und kolloidaler Zustand. Die biologische Permeabilität. — **Die Wirkstoffe des Körpers:** Vitamine, Hormone, Fermente und ihre Wirkungen. — **Der Stoffwechsel:** Verdauung und Resorption. Die Grundlagen des Gesamtstoffwechsels. Der intermediäre Stoffwechsel. Der Stoffwechsel der Kohlenhydrate. Der Stoffwechsel der Fette und Lipide. Der Stoffwechsel der Eiweißkörper. Der Stoffwechsel der Nuclein-substanzen. Der Stoffwechsel der Pyrrolfarbstoffe. Die chemische Organisation der Zelle. — **Physiologische Chemie einiger Organe:** Die Leber. Blut und Lymphe. Die Muskulatur. Niere und Harn. Die Ausscheidungsfunktion der Haut und die Milch. Sachverzeichnis.

Der Gesamtplan dieses Lehrbuches, der sich in neun Auflagen bewährt hat, konnte auch in dieser zehnten Auflage unverändert bleiben. Doch wurde das Buch sorgfältig durchgearbeitet und durch die neuesten Ergebnisse der Forschung, wie z. B. in den Abschnitten über Vitamine, intermediärer Stoffwechsel usw. ergänzt. Die Zahl der Abbildungen und Tabellen wurde vermehrt.

---

**SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.  
Printed in Germany.